

H.nat.

494

R

H. nat. 494 h - 1

Bayerische Staatsbibliothek



<36649034100011

H. Nat.
494^h
Winogradsk

Beiträge

zur

Morphologie und Physiologie der Bakterien

von

S. Winogradsky.

Heft I.

Zur Morphologie und Physiologie der Schwefelbakterien.

Leipzig

Verlag von Arthur Felix.

1888. *1710*

Verlag von Arthur Felix in Leipzig.

Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete
der
Mykologie.

• Von
Oscar Brefeld.

Heft I: *Mucor Mucedo*, *Chaetocladium Jones'ii*, *Piptocephalis Freseniana*.
Zygomyceten.

Mit 6 lithogr. Tafeln. In gr. 4°. VIII. 64 Seiten. 1872. brosch. Preis: 11 *M.*

Heft II: Die Entwicklungsgeschichte von *Penicillium*.

Mit 8 lithogr. Tafeln. In gr. 4°. IV. 98 Seiten. 1874. brosch. Preis: 15 *M.*

Heft III: *Basidiomyceten I.*

Mit 11 lithogr. Tafeln. In gr. 4°. VI. 226 Seiten. 1877. brosch. Preis: 24 *M.*

Heft IV: 1. Culturmethode zur Untersuchung der Pilze. 2. *Bacillus subtilis*.
3. *Chaetocladium Fresenianum*. 4. *Pilobolus*. 5. *Mortierella Rostafinskii*.
6. *Entomophthora radicans*. 7. *Peziza tuberosa* und *Peziza Sclerotiorum*.
8. *Picnis sclerotivora*. 9. Weitere Untersuchungen von verschiedenen Ascomyceten.
10. Bemerkungen zur vergleichenden Morphologie der Ascomyceten. 11. Zur
vergleichenden Morphologie der Pilze.

Mit 10 lithogr. Tafeln. In gr. 4°. VIII. 191 Seiten. 1881. brosch. Preis: 20 *M.*

Heft V: Die Brandpilze I (*Ustilagineen*) mit besonderer Berücksichtigung der
Brandkrankheiten des Getreides. 1. Die künstliche Kultur parasitischer Pilze.
2. Untersuchungen über die Brandpilze, Abhandlung I—XXIII. 3. Der morpho-
logische Werth der Hefen.

Mit 13 lithogr. Tafeln. In gr. 4°. VIII. 220 Seiten. 1883. brosch. Preis: 25 *M.*

Heft VI: *Myxomyceten I* (Schleimpilze). *Polysphondylium violaceum* und
Dictyostelium mucoroides. *Entomophthoreen II*, *Conidiobolus utriculosus* und *minor*.

Mit 5 lithogr. Tafeln. In gr. 4°. VI. 78 Seiten. 1884. brosch. Preis: 10 *M.*

Heft VII: *Basidiomyceten II*, *Protobasidiomyceten*. Untersuchungen, ausgeführt
im Königlichen botanischen Institute zu Münster i. W. mit Unterstützung von
Dr. G. Istvánffy und Dr. Olav Johan-Olsen.

Mit 11 lithogr. Tafeln. In gr. 4°. XII. 178 Seiten. 1888. brosch. Preis: 28 *M.*

STUDIEN

über

PROTOPLASMA MECHANIK

von

Dr. G. Berthold

a. o. Professor der Botanik u. Director des pflanzenphysiologischen Instituts der Universität Göttingen.

Mit 7 Tafeln. In gr. 8. XII. 336 Seiten. 1886. brosch. Preis: *M.* 14.

Einleitung in die Paläophytologie
vom botanischen Standpunkt aus
bearbeitet von

H. Grafen zu Solms-Laubach

Professor an der Universität Göttingen.

Mit 49 Holzschn. In gr. 8. VIII. 416 Seiten. 1887. brosch. Preis: 17 *M.*

Beiträge

zur

Morphologie und Physiologie der Bacterien

von

S. Winogradsky.

Heft I.

Zur Morphologie und Physiologie der Schwefelbacterien.

Leipzig

Verlag von Arthur Felix.

1888.

Bayer. Staats-
Bibliothek
München

Bayerische
Staatsbibliothek
München

Vorwort.

Das vorliegende Heft bildet die Fortsetzung meiner in der Botanischen Zeitung¹⁾ erschienenen Abhandlung „Ueber Schwefelbakterien“, in welcher ich die Ernährungsphysiologie einer eigenthümlichen von mir Schwefelbakterien genannten Gruppe von Organismen in den wesentlichsten Zügen dargestellt habe. Schon beim Abschlusse meiner erwähnten Untersuchung lag mir eine Reihe von morphologischen Beobachtungen vor, deren Resultate ich a. a. O. kurz angedeutet habe. Die Morphologie der Schwefelbakterien schien mir aber einer ausführlicheren Untersuchung werth, da sich das Studium dieser Objecte für die Aufklärung allgemeiner Fragen der Bakterien-Morphologie förderlich und in methodologischer Beziehung interessant erwies. Vor allem regte mich der diesen Organismen zugeschriebene exquisite Pleomorphismus dazu an, ihre verwickelten genetischen Beziehungen durch die Feststellung des Entwicklungsganges einzelner Formen klar zu legen, wodurch ich dem Wesen des Pleomorphismus bei den Bakterien überhaupt etwas näher zu treten hoffte. Auf die Genauigkeit und Sicherheit der Beobachtungsmethode war in diesem schwierigen Falle besonders zu achten, und es hat sich gezeigt, dass ausschliesslich die continuirliche, möglichst weit geführte Beobachtung des Entwicklungsganges einzelner Formen in mikroskopischen Culturen hier zum Ziele führen kann. Das Princip der

¹⁾ 1887. No. 31—37.

Methode ist nicht neu; nur wird es leider bis jetzt in morphologisch-bacteriologischen Untersuchungen nicht oft consequent angewendet. Jede Abweichung von demselben führt aber in der grössten Mehrzahl der Fälle zu mehr oder weniger irrthümlichen Vorstellungen. Eine Bestätigung dieser Aussage wird der Leser in den Ausführungen dieser Schrift reichlich finden.

Mehrere neue, hauptsächlich die rothen Bacterien betreffende, physiologische Beobachtungen habe ich neben der Entwicklungsgeschichte an geeigneten Stellen angeführt. Die Resultate meiner früheren Untersuchung werden dagegen als bekannt vorausgesetzt, und konnte ich auf diese nur, insofern sie zum Verständniss des Morphologischen nothwendig waren, ganz kurz eingehen.

Mit dankbarem Gefühl gedenke ich an dieser Stelle des leider so früh verstorbenen Herrn Professor de Bary, dem ich gerne meinen wärmsten Dank für die rege Theilnahme, welche er stets an meiner Arbeit zeigte, ausgesprochen hätte.

Strassburg, Mai 1888.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	1
Vorkommen und Cultur der Schwefelbakterien	8
Die farblosen Schwefelbakterien.	
Beggiatoa	17
Thiothrix	29
Die rothen Schwefelbakterien.	
Zur Physiologie	42
Zur Morphologie	56
Thiocystis	60
Die Clathrocystisformen	66
Lamprocystis roseo-persicina	67
Amoebobacter	71
Thiopolycoccus ruber	79
Thiodictyon	80
Thiothece gelatinosa	83
Thiocapsa roseo-persicina	84
Thiopedia rosea	85
Chromatium	86
Rhabdochromatium	100
Rückblick	104
Schlussbemerkungen	107

Einleitung.

Die eigenthümliche, physiologisch sehr interessante Gruppe der Schwefelbakterien bietet einiges Interesse auch in morphologischer Hinsicht. Hierher gehören relativ stattliche elegante Formen, welche schon längst durch ihre dunklen glänzenden Körnchen (Schwefelkörnchen), zum Theil durch ihre bunte rosa, rothe oder violette Färbung die Aufmerksamkeit der Beobachter erregten. Und es ist nicht zu verkennen, dass die Untersuchungen über die Morphologie dieser Organismen wesentlich unsere Auffassungen über die Abgrenzung der Bacterienspecies, deren Entwicklungsgeschichte u. s. w. beeinflusst haben. Die Controversen über den Specieswerth der Bacterienformen, die Lehre über den Pleomorphismus der Bacterien haben hier Argumente geschöpft resp. Begründung gefunden. Obgleich nun diese Organismen wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen, sind sie doch sowohl systematisch, als entwicklungsgeschichtlich nur unvollständig bekannt. Die Angaben einzelner Forscher widersprechen einander und sind nicht einmal kritisch gesichtet und geprüft worden. Meinerseits beabsichtige ich an dieser Stelle keine vollständige Monographie dieser Bacterien zu geben. Meine Aufgabe ist vielmehr die Entwicklungsgeschichte der am häufigsten vorkommenden Formen womöglich vollständig zu untersuchen, um festzustellen, inwieweit der diesen Organismen zugeschriebene Pleomorphismus wirklich vorhanden ist; was umsomehr wichtig ist, als dieser Pleomorphismus von kompetenter Seite auf sämtliche Bacterienspecies übertragen oder ausgedehnt worden ist.

Die erste ausführliche Behandlung der betreffenden Organismen findet sich in E. Ray Lankester's Abhandlung: „On a peach-coloured Bacterium“¹⁾. In einem Gefäss mit in Wasser faulenden thierischen Stoffen fand Ray Lankester Ansammlungen von rothen Bakterien, welche in dichten Massen die faulenden Stoffe bedeckten und die Gefässwände als zusammenhängendes Häutchen auskleideten. Dieselben bildeten ein Gemenge von nach Gestalt, Grösse und Gruppierung sehr verschiedenen Formen; jedoch waren die extremsten gleichsam durch eine Reihe von Uebergangsformen verbunden. Ein gemeinsames Merkmal, welches alle diese Formen kennzeichnete und dem Beobachter am meisten auffiel, war ihre lebhaft pfirsichblüthrothe Färbung. Diese Färbung (selbstverständlich zusammen mit dem geselligen Vorkommen) verleitete Ray Lankester zu dem a priori gemachten Schlusse, dass alle diese Formen zu dem Formenkreise einer „protean“ Species *Bacterium rubescens* gehören, nur als Wuchsformen (phases of growth) derselben anzusehen seien. Diese Annahme sei in diesem Falle die einfachste (the simplest hypothesis), denn das Vorhandensein von einem und demselben rothen Pigment „Bacterio-Purpurin“ in allen diesen Organismen weise auf gemeinsame chemische Processe in ihrem Protoplasma hin und sei das Zeichen ihrer genetischen Verwandtschaft („the emblem of their common parentage, their race mark“). Von diesem Standpunkte ausgehend, beschreibt Ray Lankester sehr summarisch die von ihm beobachteten Variationen in der Gestalt der einzelnen „Plastiden“ und in der Gruppierung derselben.

In seiner 3 Jahre später erschienenen zweiten Abhandlung²⁾ bestätigt Ray Lankester seine früheren Angaben, beschreibt neue Uebergangsformen und sogenannte Macroplasten, welche eine bestimmte Vermehrungsform von *Bacterium rubescens* („reproductive Form“) darstellen sollen.

Es folgt aus dem Gesagten, dass Ray Lankester's Ausführungen nur insoweit annehmbar sind, als man seiner Hypothese, dass das rothe Pigment die Verwandtschaft aller dieser Formen bedeute, zuzustimmen geneigt ist. So sagt Ray Lankester selbst S. 413: „it is only if the possession of this purple colouring matter be admitted as warranting the assumption of specific continuity that my observations have any

¹⁾ Quarterly Journal of micr. sc. Vol. XIII. New series 1873.

²⁾ Further Observation on a peach or red-coloured Bacterium — *Bacterium rubescens*. Quart. J. of micr. sc. Vol. XVI. New series 1876.

further interest“¹⁾. Es ist aber nicht einzusehen, warum nicht sehr verschiedene Species dasselbe Pigment bilden sollten. Es sind ja viele spectroscopisch sehr gut characterisirte Pigmente ausserordentlich im Pflanzenreiche verbreitet und kommen in sehr verschiedenen, sehr entfernten Familien angehörigen Species vor. Beispiele anzuführen wird wohl unnöthig sein.

In seiner Abhandlung: „Untersuchungen über Bacterien“²⁾ kommt Cohn unter Anderem auch auf die rothen Schwefelbacterien (rothe Fäulnissorganismen) zu sprechen. Eine Anzahl von diesen — *Clathrocystis roseo-persicina*, *Monas Okenii*, *M. vinosa*, *M. Warmingii*, *Rhabdomonas rosea*, *Ophidomonas sanguinea* — werden als durchaus selbständige Organismen beschrieben und abgebildet. Die Frage, ob diese Formen in den Entwicklungskreis irgend einer pleomorphen Species gehören, wird nicht einmal gestellt. Die Beggiatoen, von denen Cohn früher³⁾ einige Species beschrieben hat, hält Cohn auch für selbständige und nichts weniger, als pleomorphe Organismen. Ungeachtet der auffallenden gemeinsamen Eigenschaften, wie die Farbe, die Körnchen, deren Natur Cohn zuerst richtig erkannt hat, hält Cohn die von ihm beobachteten rothen Formen strenge auseinander. Mit bemerkenswerthem Scharfblick sagt er: „auf den ersten Blick erscheint es leicht, die Alge wegen ihrer auffallenden Farbe auch in den verschiedenen Gestaltungen wieder zu erkennen; bald überzeugt man sich aber, dass gerade diese Färbung irre leitet, da eine ganze Anzahl mikroskopischer Organismen, welche meist gesellig unter einander vorkommen, aber durchaus nicht in entwicklungsgeschichtlichem Zusammenhange stehen, durch die nämliche Pfirsichblüthfarbe characterisirt sind“ (l. c. S. 157).

¹⁾ Es existirt noch ein anderes allen diesen Organismen gemeinsames Merkmal; das ist das beinahe constante Vorhandensein von dunklen glänzenden Körnchen — Schwefelkörnchen in ihren Zellen. Die Bedeutung dieser Körnchen ist überhaupt von Ray Lankester missverstanden worden; er stellt sich dieselben vor als winzige Kammern oder Höhlungen („loculi“, „cavities“), wo das Pigment sich anhäuft und die chemischen Processe einen intensiveren Character haben, als in der übrigen Substanz der „Plastide“ (S. 415 u. 416). Dementsprechend sind die Schwefelkörnchen auf den drei Tafeln als lebhaft roth und violett abgebildet.

²⁾ Beitr. z. Biol. Bd. I. H. 3. 1875.

³⁾ Hedwigia 1865. p. 81. Beiträge zur Physiologie der Phycochromaceen und Florideen in Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. III. H. 2. 1867.

Warming¹⁾ fand dieselben Organismen längs der dänischen Küste; dort bedecken sie oft massenhaft faulende Pflanzen (Zosteren) und färben das Wasser auf weite Strecken roth. Die rothen Massen bestanden zum Theil aus den von Cohn beschriebenen Arten, welche Warming auch nach Cohn anführt, allerdings mit Zweifel über deren Selbstständigkeit; er hat auch viele neue Formen darunter aufgedeckt. Eine grosse Zahl von diesen vereinigt Warming in eine einzige Art — *Bacterium sulfuratum*. Die Mannigfaltigkeit der Formen, welche zu dieser Art gehören, soll wirklich sehr gross sein, wie aus der Fig. 6, Taf. VIII ersichtlich: runde Formen, mit allen möglichen Uebergängen von den winzigsten bis zu ziemlich stattlichen, ovale, stäbchenförmige, spiralige u. s. w., alle mit bedeutenden Variationen in Gestalt und Grösse. Die Gründe für diese Vereinigung sind wieder die rothe Färbung, die Schwefelkörnchen, die Existenz von Uebergangsformen zusammen mit dem oft geselligen Vorkommen aller Formen. Die Entwicklung soll hier von den kleineren Formen zu den grösseren fortschreiten und nicht umgekehrt. Um nun wissenschaftlich nachzuweisen, meint Warming, dass ein solcher Uebergang der einzelnen Formen in einander wirklich geschieht, wäre es nöthig ein Exemplar zu isoliren und seinen Entwicklungsgang zu verfolgen; ein solcher Versuch biete hier aber enorme Schwierigkeiten. Es sei daher geboten vorläufig andere Methoden zu gebrauchen, um den oben angedeuteten Entwicklungsgang wahrscheinlich zu machen. Diese findet man in dem Beobachten der Reihenfolge des Auftretens verschiedener Formen nach einander an natürlichen Standorten²⁾.

Bacterium sulfuratum ist nach Warming nicht nur selbst eine pleomorphe Art, sondern es müssen auch die an demselben beobachteten Verhältnisse wesentlich unsere Vorstellungen über den Specieswerth der Bacterienformen überhaupt beeinflussen; und deshalb verdient es das grösste Interesse. „Les bactéries sont douées en réalité d’une plasticité illimitée, et je crois, qu’il faudra renoncer au système de M. Cohn et de quelques autres savants, qui caractérisent les genres et les espèces d’après leur forme. Peut-être aboutirons-nous à un seul genre, dont les espèces sont physiologiquement définies, mais qui se présentent sous les mêmes phases, sauf quelques différences de taille etc.“ (p. 10).

¹⁾ Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bacterier. Kjöbenhavn 1876. Mit 5 Tafeln u. franz. Résumé.

²⁾ l. c. p. 9 d. franz. Rés.

Die Ansichten von Ray Lankester und Warming fanden Bestätigung und Erweiterung in dem bekannten Werke von Zopf — „Zur Morphologie der Spaltpflanzen“ (Leipzig 1882). Alle von Cohn beschriebenen rothen Schwefelbakterien zusammen mit den Formen des vielgestaltigen *Bacterium sulfuratum* von Warming und des *Bacterium rubescens* von Ray Lankester fasst Zopf als Wuchsformen einer Species auf, welche *Beggiatoa roseo-persicina* benannt wird. Einige farblose schwefelführende Bakterien werden in den Entwicklungskreis der farblosen *Beggiatoa* gestellt, welche Zopf *Beggiatoa alba* nennt, und worunter er mehrere bisher beschriebene *Beggiatoen*-Arten versteht. Gleichzeitig hat Zopf noch zwei Fadenbakterien *Cladothrix dichotoma* und *Crenothrix Kühniana* ausführlich untersucht, welche nicht zu den Schwefelbakterien gehören, und hat vollkommene Uebereinstimmung mit seinen beiden *Beggiatoa*-Species gefunden. Diese vier am höchsten entwickelten Spaltpilzformen durchlaufen nach Zopf folgende Entwicklungsstadien, welche früher nach dem Cohn'schen System für ebenso viele selbständige Gattungen gehalten wurden: Coccenformen, Kurzstäbchen- (*Bacterium*-) und Langstäbchen- (*Bacillus*-) Formen, Fadenform (*Leptothrix*), dann verschiedenartig gekrümmte und Schraubenformen (*Vibrio*, *Spirillum*, *Spirochaete*). Ausserdem bilden dieselben sämtlich Zoogloeen, verschieden sowohl nach der Gestalt der einzelnen Einschlüsse, als nach deren Gruppierungsweise. „Der progressive Entwicklungsgang führt, von der Micrococcenform ausgehend, zur Kurzstäbchen- (*Bacterium*-) Form und Langstäbchen- (*Bacillus*-) Form. Bleiben letztere im Verbande, so entsteht die einfache Fadenform (*Leptothrix*).“ „Beim regressiven Entwicklungsgang werden die freien oder zu Fäden verbundenen Langstäbchen zu Kurzstäbchen und diese zu Micrococcen“. „Die Einschlüsse der Zoogloeen machen den eben characterisirten pro- und regressiven Entwicklungsgang durch“¹⁾. Die beobachteten Entwicklungsstadien treten nicht in fester Reihenfolge nach einander, sondern scheinbar regellos auf; in Wirklichkeit aber hängt das Auftreten der einen oder der anderen Wuchsform mit den Ernährungsbedingungen zusammen. Sie erscheinen also als Reactionen auf äussere Einwirkungen, sie sind Anpassungsformen. — Diese seine Meinung über die Entwicklungsvorgänge bei den oben erwähnten Arten hat Zopf später auf sämtliche Bakterien ausgedehnt und in seinem bekannten Spaltpilzbuche²⁾ ganz consequent durchgeführt.

¹⁾ l. c. S. 41.

²⁾ Die Spaltpilze. Breslau 1883.

Ich kann mich zunächst auf diese kurze Uebersicht der einschlägigen Literatur beschränken. Es ist nicht zu verkennen, dass die zwei Haupttendenzen, welche in den letzten zwei Decennien allen morphologischen Arbeiten über Bakterien die Stimmung gaben, auch in den besprochenen Arbeiten zum vollen Ausdruck gelangt sind. Nach der einen, der „Theorie von der Constanz der Bakterienformen“, werden unter den Bakterien Gattungen und Arten unterschieden, welche durch die Formen ihrer Zellen oder Glieder characterisirt werden. Dies Princip dient dem bekannten Cohn'schen System als Grundlage. Die andere besagt, dass die Form der Zellen nicht als Grundlage zur Aufstellung von naturwissenschaftlichen Gattungen und Arten dienen kann, weil sie unter dem Einflusse von äusseren Einwirkungen veränderlich ist; den Bacterienspecies wird eine weitgehende Anpassungsfähigkeit und ein damit verbundener Pleomorphismus zugeschrieben. Diese Anschauung macht sich bei den drei genannten Forschern geltend. Somit führt uns unser Thema direct in das Gebiet dieser alten Controverse ein und fordert uns auf, zu derselben Stellung zu nehmen. Das möchte ich aber an dieser Stelle vermeiden: ich gedenke auf die allgemeine Frage nur insoweit einzugehen, als die von mir in einem abgegrenzten Specialgebiete beobachteten Erscheinungen zu Gunsten der einen oder der anderen Auffassung sprechen werden. Das wird sich natürlich erst am Schlusse der Arbeit ergeben. Durch diese Begrenzung der Aufgabe rechtfertigt es sich, dass ich in der Literaturübersicht nur Arbeiten angeführt habe, welche dieses Specialgebiet zum Gegenstand haben, sehr viele Arbeiten aber, welche Fragen von allgemeiner Wichtigkeit in der Morphologie der Bakterien behandeln, unerwähnt gelassen habe.

Die Mehrzahl der Forscher, die die betreffenden Organismen untersucht haben, vertritt die Ansicht, dass alle Schwefelbakterien nur Entwicklungsstadien, Wuchsformen weniger, etwa zweier, pleomorpher Species sind. Dieser Schluss ist leicht zu erklären, wenn man die Bedingungen und die Schwierigkeiten der Beobachtung erwägt. Der Beobachter hat hier mit einer Reihe von Organismen zu thun, welche durch scharfe gemeinsame Merkmale (wie die Farbe und die Schwefelkörner) ausgezeichnet sind und ausserdem sehr oft, ja fast immer, gesellig, in buntem Durcheinander vorkommen; und obgleich die einzelnen Formen nach ihrer Gestalt, Grösse, der Gruppierungsweise der einzelnen Individuen wohl zu unterscheiden sind, so findet man doch im günstigen Falle Uebergänge zwischen beliebigen zwei Formen mit allen Abstufungen der Grösse und Gestalt beieinander.

Alles in Allem, es drängt sich die Ueberzeugung von dem genetischen Zusammenhang dieser Organismen gleichsam von selbst dem Beobachter auf. Es kommt dazu noch die Schwierigkeit ihrer Cultur und die vollständige Unmöglichkeit sie durch alle bekannten bacteriologischen Kunstgriffe von einander zu isoliren.

So wahrscheinlich aber die Verwandtschaft dieser Formen auf den ersten Blick auch zu sein scheint, so bleibt sie doch nur eine bloße Vermuthung, so lange die einzig sichere Methode bei der Untersuchung der niederen Organismen, nämlich die continuirliche Beobachtung in einer mikroskopischen Cultur, auf die in Frage stehenden Organismen nicht angewandt ist. Es wird wohl überflüssig sein, mich an dieser Stelle über die Methodik der morphologischen Bacterien-Untersuchung zu verbreiten. Statt dessen sei es mir erlaubt ein längeres Citat aus den „Vorlesungen über Bacterien“ von de Bary hier anzuführen, welches so klar und scharf wie nur möglich das Wesentlichste ausdrückt, was darüber zu sagen ist und zugleich eine prägnante obwohl indirecte Kritik der oben genannten Arbeiten enthält. „Die Species ist nur bestimmbar durch und nur erkennbar am Entwicklungsgang, und dieser besteht in der successiven Entwicklung von Formen einer aus der anderen. Die von diesen später vorhandenen entstehen aus den früheren, als Theile dieser, sie stehen daher mit denselben zu irgend einer Zeit in lückenloser Continuität, auch wenn sie später von ihnen abgetrennt werden. Der Nachweis des Zusammengehörens in einen Entwicklungsgang kann daher nur erbracht werden durch den Nachweis dieser Continuität. Jeder andere Versuch denselben zu erbringen, z. B. durch noch so sorgfältige Beobachtung an dem gleichen Orte nach einander auftretender Formen, Construction einer hypothetischen Entwicklungsreihe durch noch so genaue und geistreiche Vergleichung dieser, enthält einen logischen Fehler“ (S. 24). „Mikroskopisch genau controlirbare Culturen führen allein zum Ziele.“

Nun wurde in keiner der besprochenen Untersuchungen von Ray Lankester, Warming und Zopf die Methode der mikroskopischen Cultur angewandt resp. consequent durchgeführt. So können diese Arbeiten, welche vortreffliche Beschreibungen und Abbildungen bringen, in keiner Weise über die Selbständigkeit oder Unselbständigkeit der beobachteten Formen Aufschluss geben. Die Nothwendigkeit eines genauen directen Nachweises des genetischen Zusammenhanges dieser Formen wird von Ray Lankester und

Warming, welche ihren Schlüssen nur den Werth einer Hypothese beilegen, ausdrücklich anerkannt. Anders verhält es sich mit der Arbeit von Zopf. Zopf giebt an, Culturversuche gemacht und direct die Umwandlung einiger Formen in andere beobachtet zu haben. Soweit sich aber aus seiner Darstellung entnehmen lässt, waren seine Culturversuche keineswegs zahlreich und sind höchst wahrscheinlich wenig erfolgreich geblieben. Zopf theilt nichts Näheres mit über die Cultur dieser Organismen, welche nur in ganz bestimmten und höchst eigenartigen Bedingungen leben und wachsen können. Er giebt nur an dieselben in „frischem Sumpfwasser“ cultivirt zu haben; gerade in diesem aber ist ohne weitere Zusätze keine Vermehrung und nur ein allmähliches Absterben zu beobachten. Dass Zopf's Culturversuche mangelhaft und jedenfalls unzureichend waren, um über den genetischen Zusammenhang dieser Formen sich ein bestimmtes Urtheil zu verschaffen, wird weiter unten ausführlich dargethan werden. So hat auch Zopf seine Schlüsse nur aus dem Vergleich der Formen gezogen, welche er in seinen Massenculturen fand, ebenso wie Ray Lankester und Warming.

So viel zur Kritik der Methode dieser Untersuchungen. Was die Ergebnisse betrifft, so sind sie von den meinigen ganz wesentlich verschieden und ist deshalb eine ausführliche bis ins kleinste Detail gehende Kritik derselben leider wohl nicht zu umgehen. Ich kann mich aber auf die Detailkritik der Darstellung von Zopf beschränken, da die Anschauungen, welche dem wirklichen Thatbestand wenig entsprechen, dort ihre vollendetste Fassung gefunden haben. Um Wiederholungen zu vermeiden, werde ich die Kritik am besten mit der Mittheilung meiner eigenen Ergebnisse vereinigen und jedesmal nach einem Vergleiche der sich widersprechenden Angaben die Erklärung des Widerspruches zu geben suchen.

Vorkommen und Cultur der Schwefelbakterien.

Die vorliegende Untersuchung habe ich im November 1885 im Strassburger botanischen Institute begonnen. Gleich am Anfang stellten sich der mikroskopischen Cultur dieser Organismen unüberwindliche Schwierigkeiten in den Weg, welche eine Anwendung einer strengen Methode zur Untersuchung der Morphologie der betreffenden

Bakterien unmöglich zu machen schienen. Im günstigsten Falle gelang es dieselben einige Tage lebend zu erhalten, wobei sie aber nicht wuchsen; meistens starben sie ziemlich schnell ab. Ich wandte mich dann zu der Erforschung ihrer physiologischen Eigenschaften. Der Erfolg auf diesem Gebiete hat mir nun die Möglichkeit gegeben, Bedingungen zu finden, unter denen die Culturen vollkommen befriedigend gediehen. Die Physiologie dieser Organismen habe ich in meiner Arbeit „Ueber Schwefelbakterien“¹⁾ ausführlich behandelt. Unter Verweisung auf diese wiederhole ich hier in ein paar Worten die Hauptresultate meiner physiologischen Untersuchung.

Diese Bakterien können ohne Schwefel, welchen sie in ihren Zellen aufspeichern, nicht leben. Den Schwefel können sie nur durch Oxydation von Schwefelwasserstoff beziehen, folglich ist auch der letztere für ihr Fortkommen unentbehrlich. Sie oxydiren ihren Schwefel zu Schwefelsäure und scheiden dieselbe in Form eines schwefelsauren Salzes (hauptsächlich Gyps) aus ihren Zellen aus. Steht dieser Oxydationsprocess infolge Mangel an Schwefel bzw. Schwefelwasserstoff stille, so wird eine Schwefelbakterie in ihren Lebensfunctionen gelähmt und geht bald zu Grunde. Was die Ernährung dieser Wesen mit organischen Substanzen betrifft, so sind sie in dieser Beziehung vollkommen anspruchslos: höchst unbedeutende Quantitäten von organischen Stoffen, welche das Wachsthum der meisten Organismen nicht zu erhalten vermögen, genügen ihnen vollständig. Gute Nährstoffe, d. h. leicht gährende Substanzen leisten bei der Cultur derselben keine guten Dienste, können sogar indirect schädlich sein, da sie die Entwicklung von verschiedenen Fäulnissbakterien hervorrufen. Die Hauptbedingungen der Cultur ergeben sich aus dem Gesagten von selbst.

Bevor ich nun zur Morphologie der einzelnen Formen übergehe, scheint es mir geboten, noch Einiges, betreffend die Verbreitung dieser Bakterien in der Natur, die Cultur derselben im Grossen und Kleinen und die Methode der Beobachtung vor auszuschicken.

Die Mehrzahl der hierher gehörenden Organismen sind, soviel ich urtheilen kann, überall in Sümpfen, Tümpeln u. s. w. verbreitet, selbst da wo man ihr Vorkommen nicht ahnt, weil sie nur in höchst unbedeutender Menge zugegen und durch directe mikroskopische Untersuchung des Wassers oder Schlammes nicht zu entdecken sind. Eine namhafte Vermehrung erreichen sie nur in Gewässern, welche eine gewisse

¹⁾ Bot. Zeitung 1887, No. 31—37.

Menge Schwefelwasserstoff gelöst enthalten. Ihr Hauptstandort sind die Schwefelquellen. Eine H_2S -Ausscheidung kann auch in jedem Sumpfe vor sich gehen, wo pflanzliche Ueberreste faulen; das Wasser braucht nur Sulfate zu enthalten, welche bei der Cellulose-Gährung und anderen Fäulnissprocessen unter H_2S -Entwicklung zersetzt werden¹⁾. Auf diese Weise hängt die Vermehrung der Schwefelbakterien, ausserhalb der Schwefelquellen, von der Thätigkeit anderer Organismen ab, welche ihnen erst passende Lebensbedingungen schaffen müssen. Das Vorhandensein reichlicher Mengen von Sulfaten (Gyps) in natürlichen Gewässern erscheint somit als Hauptbedingung einer bedeutenden Vermehrung dieser Organismen ausserhalb der Schwefelquellen. Auf diese Weise erklärt sich auch die massenhafte Entwicklung derselben im Meerwasser, in stillen Meerbusen und Tümpeln, wo verschiedenartiger pflanzlicher (und thierischer) Detritus angehäuft wird, wie es Warming für die dänische Küste²⁾ und Engler für die Kieler Bucht³⁾ schildern. In Meerbuchten längs der dänischen Küste, wo grosse Massen von faulenden Zosteren angehäuft werden, erscheinen die betreffenden Bakterien, nach Warming, so massenhaft, dass dadurch das Wasser auf weite Strecken roth gefärbt wird; der Schwefelwasserstoffgeruch soll in der ganzen Umgebung dieser Standorte der Schwefelbakterien höchst lästig sein.

Sind in der Natur oder in einem Gefässe die Specialbedingungen für das Leben der Schwefelbakterien geschaffen, so erscheinen sie, und zwar gewöhnlich nicht eine vereinzelte Form, sondern einige oder mehrere Formen zusammen. An einem Standorte, wo man vor dem Eintritt der Schwefelwasserstoffentwicklung keine einzige von ihnen traf, hat man auf einmal eine ganze Reihe von mehr oder weniger ähnlichen Formen in dichtem Gemenge vor sich. Nach dem Gesagten besteht kein Zweifel mehr, dass das gesellige Vorkommen dieser Organismen seinen Grund darin hat, dass ihnen gleiche physiologische Eigenthümlichkeiten zukommen, wenigstens im Betreff der Rolle, welche Schwefelwasserstoff resp. Schwefel in ihren Lebensprocessen spielen. Die vereinzelt Exemplare verschiedener dieser Bakterien, welche ziemlich verbreitet sind und vor dem Beginn

¹⁾ Vergl. Hoppe-Seyler, Ueber die Gährung der Cellulose. Zeitschrift für physiol. Chemie 1886.

²⁾ l. c.

³⁾ Ueber die Pilz-Vegetation des weissen oder todten Grundes in der Kieler Bucht.

der H_2S -Entwicklung ein kümmerliches Dasein fristeten oder im Ruhezustande sich befanden, gelangen mit der H_2S -Bildung im Substrate sämmtlich zu bedeutender Vermehrung. Es ist klar, dass aus diesem gleichzeitigen Erscheinen hier kein Schluss über einen etwaigen genetischen Zusammenhang der verschiedenen Schwefelbakterien-Formen gezogen werden darf. Wir haben hier nur eine bekannte sehr häufig unter den niederen Organismen beobachtete Erscheinung vor uns, nämlich die gleichzeitige spontane Entwicklung von mehreren Arten, welche im gegebenen Substrate einen gleich günstigen Nährboden finden, wie z. B. *Saccharomyces Mycoderma* und *Bacterium aceti* zusammen eine Kahmhaut auf gegohrenen Flüssigkeiten bilden, oder viele *Saccharomyces*-Arten im Moste gesellig wachsen u. s. w.

Ich gehe jetzt zu der Cultur dieser Organismen über. Was zunächst die Gewinnung des nöthigen Materials betrifft, so sind diese Bakterien, wie oben schon erwähnt, viel verbreiteter als man bisher glaubte. Einige von ihnen sind in jedem Sumpfe oder Teiche vorhanden, aber so spärlich, dass es nicht gelingt, dieselben bei directer mikroskopischer Untersuchung des Wassers und Schlammes aufzufinden. So sind sie, nach einer mündlichen Mittheilung des Herrn Prof. de Bary, mit Ausnahme der gemeinsten farblosen *Beggiatoa*, in der nächsten Umgebung Strassburgs nie beobachtet worden. Dennoch habe ich das Vorhandensein von mehreren farblosen und rothen Arten im Teiche des Botanischen Gartens, in kleinen künstlichen Bassins zur Cultur von Wasserpflanzen u. s. w. constatirt, indem ich diese Organismen in Gefässen mit aus den betreffenden Orten entnommenem Wasser, Schlamm etc. spontan erscheinen liess. Ich verfuhr gewöhnlich auf die Weise, dass ich einige zerschnittene Stücke eines frisch herausgenommenen *Butomus*-Rhizoms mit dem an demselben anhaftenden Schlamm in ein tiefes, 3—5 Liter Wasser fassendes Gefäss legte und ein paar Gramm Gyps zusetzte. Nach 5—7tägigem Stehen bei Zimmertemperatur beginnt die H_2S -Entwicklung, wodurch zunächst der am Boden des Gefässes angesammelte Schlamm geschwärzt wird; dann fängt die Flüssigkeit allmählich an, von den unteren zu den oberen Schichten fortschreitend, infolge der Ausscheidung von Schwefel zu opalesciren, und endlich wird ein starker Geruch nach H_2S bemerkbar; auf der Oberfläche bildet sich ein Häutchen, welches aus Schwefel besteht. Nach 3—6 Wochen kann man schon bei mikroskopischer Untersuchung ohne Mühe einige Formen von Schwefelbakterien finden; weiterhin können sie sich unter Umständen

ganz gewaltig vermehren. Was die Arten, welche ich auf diese Weise bekam anbetrifft, so sind nur einige der weissen Beggiatoen eine ganz constante Erscheinung. Oft werden diese von einer anderen fädigen Schwefelbacterie, welche ich *Thiothrix* nenne, begleitet. Ich erhielt auch manchmal 3—4 Arten von rothen, beweglichen Formen, welche zum Theil von Cohn als *Monas Okenii* und *Monas vinosa* beschrieben sind. Diese letzteren erscheinen aber seltener, als *Beggiatoa*, welche entschieden die gemeinste Schwefelbacterie ist.

Dass man verhältnissmässig so lange warten muss, bis man eine namhafte Vermehrung dieser Organismen in den *Butomus*-Culturen bekommt, ist dem ihnen eigenthümlichen langsamen Wachsthum zuzuschreiben, sowie der sehr spärlichen Menge derselben in dem angewandten Material. Das Material, welches ich aus reichen Standorten zugesandt erhielt, cultivirte ich ebenfalls in diesen Gefässen mit Rhizomstücken¹⁾ und Gyps und erhielt nach Aussaat von nicht zu grossen Mengen schon nach 3 Wochen eine so reichliche Entwicklung, dass die Gefässwände ganz mit einem roth-violetten Ueberzuge bedeckt waren, welcher aus fast allen bekannten rothen Schwefelbakterien bestand.

Die Massenculturen haben mir nur zur Gewinnung des zur Untersuchung nöthigen Materials gedient. Alle meine Resultate sind durch continuirliche Beobachtung in mikroskopischer Cultur gewonnen. Ich cultivirte meine Bacterien in einem mit Deckglas bedeckten Tropfen auf einem gewöhnlichen Objectträger; einige in den Tropfen gestreute Deckglassplitter dienten, um den Deckglasdruck bei einem möglichen partiellen Austrocknen der Flüssigkeit zu verhindern. Auch ist eine gewisse Dicke der Flüssigkeitsschicht nothwendig, um den Sauerstoffzutritt und das Durchsaugen von frischer Flüssigkeit zu erleichtern. Ein möglichst häufiger Ersatz der Nährflüssigkeit ist selbstverständlich

¹⁾ Ich gebrauchte zu diesem Zwecke auch andere Rhizome von Sumpfpflanzen, ausgekochtes Heu u. s. w., erhielt aber keine so guten Resultate wie mit *Butomus*. Ich schreibe dies dem Umstande zu, dass die *Butomus*-Stücke sich sehr langsam zersetzen, sie bleiben monatelang lebensfähig, so dass sie sogar nicht selten in stark nach H_2S riechenden Flüssigkeiten Sprosse treiben. Das mit Gyps versetzte Wasser, in dem sie liegen, entwickelt gar keinen fauligen, sondern einen ziemlich reinen Geruch nach H_2S und enthält Fäulnissbakterien fast nur am Boden auf den Rhizomstücken und manchmal auf der Oberfläche als dünnes Häutchen. Anders z. B. mit ausgekochtem und ausgelaugtem Heu, wo sich bald eine Gährung mit lebhafter Gasentwicklung und fauligem Geruch einstellt.

die Hauptbedingung eines normalen und einigermaassen dauernden Wachstums in einer mikroskopischen Cultur. Dieses Durchsaugen der Flüssigkeit unter dem Deckglase, das Auswaschen der Cultur kann nun mit einiger Vorsicht sehr leicht so oft als nöthig wiederholt werden, ohne das fixirte Object wegzuspülen oder selbst von der Stelle zu rücken, wenn dieses nicht in der Flüssigkeit suspendirt ist, sondern, wenn auch noch so schwach, am Glase oder verschiedenen Gegenständen haftet; das letztere trifft für die Mehrzahl unserer Bakterien zu. Führt man also in eine solche Cultur ein Flöckchen von Fäden, ein Zoogloeahäufchen u. s. w. ein, so kann man es wochen-, ja monatelang cultiviren, indem man die Flüssigkeit so oft erneuert, als es sich für ein gutes Wachsthum der beobachteten Organismen nothwendig erweist. Zwischen den Beobachtungszeiten werden diese Culturen natürlich in einer feuchten Kammer aufbewahrt, beim langen Beobachten wird das Austrocknen durch Zusatz von Tröpfchen destillirten Wassers verhindert.

Die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte kann mit Hülfe einer so einfachen Vorrichtung so genau als nur möglich durchgeführt werden, indem man eine Gruppe von Fäden oder Coccen wochenlang beobachten kann. Man kann ferner ein und dasselbe Exemplar oder dessen nächste Nachkommenschaft in einer Cultur unter verschiedenen chemischen Bedingungen leben lassen, indem man die Nährflüssigkeit durch eine andere ersetzt; auf diese Weise kann ein Organismus auch in ernährungs- physiologischer Beziehung studirt werden, ebenso wie seine etwa vorhandene Anpassungsfähigkeit an wechselnden äusseren Bedingungen einer experimentellen Prüfung unterzogen werden kann.

Es wird allgemein besonderes Gewicht darauf gelegt, dass man die zu untersuchenden Formen vor allem isoliren, Reinculturen sich heranzüchten muss. Nun bietet aber hier das Heranzüchten eines vollkommen oder auch nur annähernd reinen Materials manchmal ganz unüberwindliche Schwierigkeiten. Sowohl an den natürlichen Standorten, als in künstlichen Massenculturen trifft man meistens ein Gemenge von verschiedenen Formen an. Eine sichere Methode dieselben zu isoliren giebt es nicht. Alle Kunstgriffe, welche sonst in der Bacteriologie sehr gute Dienste leisten, lassen hier vollkommen im Stiche. Die Gelatinemethode ist unanwendbar, weil diese Bakterien in Gelatine rasch absterben, die Verdünnungsmethode ebenfalls, weil sie unter Anderem sich nicht gleichmässig im Wasser vertheilen, sondern in schleimigen Knäueln oder Klumpen zusammenhängen. Zwar kommt der Zufall manchmal zu Hülfe und giebt die Möglichkeit, eine Form

weniger mit anderen Schwefelbakterien vermengt, oder sogar ganz von diesen isolirt zu bekommen. Dies gelingt verhältnissmässig oft mit den weissen Beggiatoen und anderen farblosen fädigen Arten, welche unten als *Thiothrix*-Arten beschrieben werden. Diese Organismen sind auch in der Natur, zumal in einigen Schwefelquellen, in grosser Reinheit zu finden. Viel schwieriger ist es mit den rothen Schwefelbakterienformen zu erreichen. Ein günstiger Zufall ist aber auch hier nicht ausgeschlossen. Man bekommt manchmal ein fast gleichförmiges Material oder nur 2—3 Formen zusammen in den oben erwähnten Massenculturen, wenn man die angewandten Stoffe (*Butomus*-Rhizom und Wasser) aus einem Orte entnimmt, wo die betreffenden Organismen ausserordentlich spärlich, für die directe mikroskopische Untersuchung so gut wie gar nicht vorhanden sind. Hier ist das Material schon unter den natürlichen Verhältnissen so „verdünnt“, dass man entweder gar nichts von rothen Organismen in dem Culturgefässe bekommt oder sehr wenige Formen zusammen, manchmal auch zufällig eine Reincultur¹⁾. Hiergegen bekommt man bei der Cultur von Material aus reichen Standorten ein Chaos von mannigfaltigen Formen.

Wäre es möglich, jede Form, deren Pleomorphismus in Frage steht, zu isoliren, so würde sich die Beobachtung sehr einfach und bequem gestalten. Man brauchte nur eine Form in einer mikroskopischen Cultur längere Zeit unter möglichst verschiedenen Bedingungen wachsen zu lassen, um zu ermitteln, ob und in welchem Grade sie variationsfähig ist. In der Mehrzahl der Fälle aber ist man darauf angewiesen, in den mikroskopischen Culturen von unreinem manchmal sehr gemischtem Materiale auszugehen, da man doch keine sichere Methode hat, die gewünschte Form rein zu bekommen. Die Beobachtung in einer solchen gemischten Cultur ist viel schwieriger, erfordert schärferes Aufpassen und Vorsicht, ist aber auch dann ganz sauber durchführbar. In gewisser Beziehung ist sogar eine Beobachtung mehrerer Formen unter einem und demselben Deckglase, nebeneinander, geeigneter, als die isolirte Cultur, um auf die Frage: stehen diese Organismen in genetischem Zusammenhange? eine unzweideutige Antwort zu geben. Diese Meinung wird durch folgende kleine Betrachtung gerechtfertigt. — „Es ist, man kann sagen

¹⁾ Eine Reincultur natürlich in dem Sinne, dass keine anderen Schwefelbakterien vorhanden sind. Die spärlich vorhandenen kleinen Fäulnissbakterien, *Oscillarien* und *Chroococcaceen* kommen nicht in Betracht.

selbstverständlich“, bemerkt de Bary in seinen Vorlesungen über Bakterien, „dass in den Fällen von Variation und Vielgestaltigkeit äussere Ursachen formbestimmend einwirken, dass die Wuchsform einer Anpassung an wechselnde äussere Agentien entsprechen kann.“ So stellen sich die Sache auch die Autoren vor, welche die uns interessirenden Bakterien für Entwicklungsstadien von einigen wenigen pleomorphen Arten halten. Zopf will beobachtet haben, dass bei gewissen Ernährungsbedingungen bald die eine, bald die andere Form vorherrschend wird und verspricht „die genaueren chemischen Bedingungen dieser Vorkommnisse in einer späteren Publication mitzutheilen“¹⁾. Sind also 2 Formen gegeben, sagen wir Coccen und Stäbchen, welche Wuchsformen einer und derselben Art sind, so müssen gewisse Bedingungen der Cultur, beispielsweise die ausschliessliche Entwicklung von Stäbchen hervorrufen, wobei eine Umwandlung von Coccen in Stäbchen direct zu beobachten wäre. Wenn aber diese Umwandlung nicht eintritt, wenn beide Formen in einer Cultur, nebeneinander, ihren geschlossenen Entwicklungskreis durchmachen, unter veränderten Bedingungen und überhaupt unter allen Bedingungen, wo sie zum Wachsthum zu bringen sind, dasselbe thun, — so ist man vollkommen berechtigt, dieselben für selbständige Arten zu halten. Beobachtet man hingegen diese Formen getrennt in verschiedenen Culturen, so ist noch der Einwand möglich, dass diese Constanz gerade durch die in beiden Culturen möglicherweise etwas verschiedenen, (hier z. B. Coccen, dort Stäbchen begünstigenden), Bedingungen verursacht wird. Dieser Einwand ist nun vollkommen ausgeschlossen, wenn man die in Frage stehenden Formen unter einem Deckglase, neben einander, in einem Gesichtsfelde beobachtet.

Es kommt schliesslich nur darauf an, ob entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen in solchen gemischten Culturen sauber ausführbar sind, und ob es für den Beobachter nicht zu schwierig ist, die verschiedenen Formen dauernd im Auge zu behalten. Man braucht nur einige Uebung darin zu haben, sich in einem mikroskopischen Präparate zu orientiren; sonst begegnet man keinen Schwierigkeiten, um so weniger, als eine und dieselbe Objectträgercultur Wochen und Monate lang benutzt und so oft durchmustert wird, dass schliesslich der Beobachter alles darin vorhandene, die gegenseitige Lage der Gruppen, Einzelexemplare u. s. w., sehr genau kennt. Die Aufgabe wird noch dadurch ganz wesentlich erleichtert, dass der störende

¹⁾ l. c. S. 34.

Einfluss von verschiedenen fremden Fäulnissorganismen in diesen Culturen sich nicht geltend macht, obgleich dieselben vor deren Eindringen nicht geschützt sind; da diese Organismen unter den gegebenen Bedingungen sich nicht entwickeln können. Es findet nur eine manchmal reichliche Entwicklung von Oscillarien und Chroococcaceen statt, welche gar nichts schadet und eher günstig ist. Etwas schwieriger wird die Beobachtung, wenn man mit beweglichen Formen zu thun hat, wenn es also unmöglich ist eine bestimmte Anzahl von Individuen dauernd zu fixiren. Aber auch in diesem Falle ist eine genaue Beobachtung ganz gut möglich, wovon weiter unten Beispiele gegeben werden sollen.

Die farblosen Schwefelbakterien.

B e g g i a t o a.¹⁾

Zur Gattung Beggiatoa rechne ich ausschliesslich farblose, scheidenlose, immer frei bewegliche, nie am Substrate befestigte Fäden sehr verschiedener Dicke, welche gleichmässig intercalar wachsen und keinen Gegensatz zwischen Basis und Spitze zeigen. Unter normalen Wachstumsverhältnissen enthalten sie immer Schwefelkörner in wechselnden Mengen je nach den Culturbedingungen, nämlich nach dem H_2S -Gehalt des Substrats einerseits, nach der Sauerstoffzufuhr andererseits²⁾. Die Körnchen treten immer in Gestalt von runden ölartig aussehenden Tröpfchen auf, welche aus halbflüssigem oder weichem Schwefel

¹⁾ Die Wachstumsbedingungen der Beggiatoen, Schwefelwasserstoff und Sauerstoffbedarf, Aufspeicherung und Oxydation von Schwefel, sowie ihr ganzes Verhalten in mikroskopischen Culturen sind in meiner Abhandlung „Ueber Schwefelbakterien“ ausführlich behandelt, so dass ich an dieser Stelle, unter Verweisung auf die citirte Arbeit, nur dasjenige über diese Verhältnisse in aller Kürze zu wiederholen brauche, was speciell für die Morphologie dieser Organismen von Wichtigkeit ist.

²⁾ Zu der Gattung Beggiatoa sind nur Fäden zuzurechnen, welche Schwefelkörnchen enthalten. Das Vorhandensein von diesen bildet ein auffälliges morphologisches Merkmal, welches zur Charakteristik der Gattung gehört und auf eine Reihe von merkwürdigen Eigenschaften in der Ernährung und Lebensweise hindeutet. Das zu betonen war nothwendig, weil es eine ganze Menge von Organismen giebt, welche von Beggiatoa nur durch den Mangel an Schwefelkörnchen verschieden sind. Sie sind theils sehr schwach, manchmal fast unmerklich grün (und dann den Oscillarien zuzuzählen), theils auch vollkommen farblos. Ganz schwefelfreie Beggiatoa-Fäden sind ziemlich selten anzutreffen; es bleiben auch in H_2S -freien Medien spärliche Körnchen als winzige schwarze Pünktchen lange Zeit erhalten, welche nach ihrem äusserst charakteristischen Aussehen ohne weiteres als Schwefel erkannt werden können. In zweifelhaften Fällen entscheidet die Zufuhr von H_2S -haltiger Flüssigkeit: nur die Beggiatoen lagern dann Schwefelkörner ab.

bestehen; Schwefelkrystalle in lebenden Fäden habe ich nie beobachtet. Wie längst bekannt, bestehen die Fäden aus regelmässig cylindrischen Gliedern, deren Länge zwischen einem bestimmten Minimum und Maximum variirt. Die Gliederung ist in schwefellosen Fäden meistens deutlich sichtbar, in schwefelreichen nur nach Entfernung des Schwefels durch absoluten Alkohol, Zusatz von Wasser und Jodlösung oder Fuchsin.

Der Hauptfundort der Beggiatoen sind die Schwefelquellen, wo sie eine so massige Entwicklung erreichen, wie nirgends sonst in der Natur. Sie bilden dort schneeweisse zierliche Netze, welche den Boden der Quellen an den Stellen, wo das Wasser nur wenige Decimeter tief ist, vollständig auskleiden. Untersuchungsmaterial ist auch sonst leicht zu haben. Die Beggiatoen erscheinen fast regelmässig spontan in den oben erwähnten Gefässen mit Butomusrhizom und Gyps. Riecht die Flüssigkeit stark nach H_2S , so breiten sie sich als zarte Netze an den Gefässwänden nahe an der Oberfläche aus. Enthält das Wasser so wenig H_2S , dass ein Geruch nur nach Mischen oder Schütteln wahrnehmbar wird, so bedeckt das Beggiatoanetz den Schlamm und die Pflanzenstücke am Boden der Gefässe. Auf der Oberfläche des Wassers selbst sind die Beggiatoen nur dann zu finden, wenn dieses stark H_2S -haltig und zum Theil mit einem ziemlich consistenten Bakterienhäutchen bedeckt ist, auf welchem sie kriechen können.

Um eine mikroskopische Cultur einzurichten, wird ein Flöckchen von Fäden vorsichtig in ein Röhrchen eingesogen¹⁾, in einen Tropfen auf dem Objectträger übertragen und mit Deckglas bedeckt. Sie beginnen sich sofort nach allen Seiten zu zerstreuen. Hat man zu viel genommen, so kann ein beliebiger Theil davon beim Durchsaugen von Wasser leicht weggespült werden, so lange sie noch in der Flüssigkeit flottiren und nicht am Glase haften, was sehr bald geschieht. In einer solchen Cultur wachsen die Fäden bei richtiger Behandlung ausgezeichnet und können monatelang mit aller Bequemlichkeit beobachtet werden. Als Nährflüssigkeit ist am besten irgend ein natürliches Schwefelwasser zu gebrauchen. Ich gebrauchte gewöhnlich das Langenbrücker Schwefelwasser, glaube aber, dass jedes andere sich ebenso gut eignen wird. Solange dies Wasser frisch ist, enthält es genug H_2S , nach dem Verdunsten desselben setzt man jedesmal

¹⁾ Das Fassen mit einer Pincette muss man vermeiden, da die Fäden gegen Berührung, leisesten Druck u. s. w. ausserordentlich empfindlich sind und bei unvorsichtiger Behandlung sofort absterben.

vor dem Gebrauche etwas H_2S zu: auf 10 cc einige Tropfen gesättigten Schwefelwasserstoffwassers oder etwa 10—20 Gasblasen aus dem Schwefelwasserstoffapparate. Die Flüssigkeit darf nur schwach nach H_2S riechen. Bei einem hohen H_2S -Gehalte speichern die Fäden nur sehr langsam Schwefel auf, da der Sauerstoffzutritt zu sehr erschwert ist; dadurch wird das Wachsthum derselben sehr gehemmt. Sie sterben bald ab in einem Wasser, welches H_2S bis nahe an den Sättigungsgrad enthält. — Die Flüssigkeit in der Cultur muss mehrmals täglich und zwar je öfter desto besser ersetzt werden. Ich erhielt aber bei einem gründlichen 2—3maligen täglichen Auswaschen schon gute Resultate. Es ist vortheilhaft dabei jedesmal verhältnissmässig bedeutende Mengen etwa 1—2 cc Nährflüssigkeit anzuwenden, da durch ein solches Abspülen der Fäden mit einem H_2S und O-haltigen Wasser die Schwefelaufspeicherung sehr begünstigt wird. Waren die Fäden schwefellos, so sieht man schon während des Auswaschens in 2—3 Minuten die ersten Körnchen auftreten. Auch werden durch das Auswaschen die etwa vorhandenen kleinen Bakterien, Infusorien u. s. w. weggespült, und die Cultur in vorzüglicher Reinheit erhalten.

Das Wachsthum der Beggiatoafäden erfolgt im Vergleich mit anderen Bakterien sehr langsam. Im Maximum wächst ein Faden in 24 Stunden zu seiner doppelten Länge heran. Man kann also annehmen, dass jede Zelle in diesem Zeitraum sich nur einmal theilt. Das Wachsthum dauert nur so lange die Fäden noch Schwefel enthalten. Der tägliche Verbrauch an Schwefel ist sehr gross; er übertrifft sicher um das mehrfache das Gewicht des Plasma eines Fadens, wie ich es an anderem Orte auseinandergesetzt habe. Hat man die Cultur mehrere Male im Verlaufe des Tages mit H_2S -haltiger Flüssigkeit ausgewaschen, etwa alle 3 Stunden, so sind die Fäden gegen Abend ganz mit Schwefelkörnern vollgestopft (Taf. I, Fig. 1a). Am nächsten Morgen enthalten sie nur vereinzelte Körner (Fig. 1b) und nach weiteren 24 Stunden (wenn man die Cultur mit der nämlichen Flüssigkeit, aber ohne H_2S auswäscht) sind auch diese fast spurlos verschwunden. Die Fäden sind dann vollkommen homogen und fahren nach 24 Stunden fort sich ganz munter zu bewegen. Dann werden dieselben auffallend inhaltsarm, schwach lichtbrechend, es treten im Plasma grosse scharf umschriebene Vacuolen auf, das ganze Plasma gewinnt ein grob poröses Aussehen; die Querwände sind in diesem Zustande ganz deutlich sichtbar (Fig. 1c). Gleichzeitig werden die Bewegungen sehr träge. Wenn man ihnen auch fernerhin keinen

H₂S giebt, so beginnt das Absterben derselben, es treten Desorganisations Erscheinungen ein, auf welche ich unten noch zu sprechen komme.

In guten Culturen, wo die Fäden gesund und kräftig beweglich sind, findet man durchgehends nur sehr lange Fäden. Eine Länge von 1 cm und darüber ist keine Seltenheit. Das Zerbrechen derselben in Theile trägt einen rein zufälligen Character. Bei den mannigfachen sehr energischen Biegungen, Schwingungen u. s. w., welche ein Faden unaufhörlich durchmacht, bricht er manchmal an Stellen, welche weniger biegungs- oder zugfest sind, am häufigsten da, wo sich eine abgestorbene, inhaltsleere Zelle befindet, wie sie auch in sehr schönen Fäden hie und da vorkommt. Ein Durchreissen des Fadens kann auch an ganz unverletzten Stellen erfolgen, wie es z. B. unter folgenden Umständen zu beobachten ist: wird in einem Faden eine Schlinge gebildet und bewegen sich die Fadenenden nach verschiedenen Richtungen, so wird sie immer enger zusammen gezogen, und endlich wird der Faden an der Stelle der schärfsten Biegung eingeknickt und zerrissen, wobei Plasma und Körnchen sich aus der zerrissenen Zelle entleeren. Das Brechen der Beggiatoafäden in Stücke ist also nicht zu vergleichen mit dem Zerfall von anderen Bacterienfäden, wo dieser als entwicklungsgeschichtliches Moment eintritt und infolge der Trennung der einzelnen Glieder von einander vor sich geht. — Das Zerbrechen der Fäden in kurze, aus etwa 10—15 Zellen bestehende Stücke geschieht nur unter ungünstigen Culturbedingungen und ist ein untrügliches Zeichen eines krankhaften Zustandes der Fäden. Werden alsdann die Culturbedingungen nicht in günstigem Sinne geändert, so sterben nach ein paar Tagen alle Beggiatoen in der Cultur ab. So werden diese kurzen Stücke regelmässig gebildet, wenn man den Fäden keinen H₂S giebt. Indem ich vollkommen gleichförmiges Material in parallelen Culturen mit und ohne H₂S in Langenbrücker Wasser cultivirte, erhielt ich immer in den ersteren sehr lange Fäden, in den letzteren nur kurze Fadenstücke. Es wuchsen diese wieder zu langen Fäden heran, wenn ich ihnen H₂S-haltiges Wasser zuführte.

Die Desorganisationserscheinungen, welche bei den Beggiatoen beim Mangel an H₂S resp. S platzgreifen, sind sehr characteristisch. Die einmal gebildeten kurzen Fadenstücke stellen bald ihre Bewegungen vollständig ein. Ihre Zellen werden so inhaltsarm, dass in den meisten nur eine ausserordentlich dünne, kaum zu unterscheidende Plasma-schicht an den Wänden zurückbleibt. In anderen Zellen ballt sich der Inhalt zu merkwürdig aussehenden Klumpen zusammen. (Taf. I,

Fig. 1c und Fig. 4). Endlich blassen ganze Fadenstücke bis zur Unkenntlichkeit ab, oder zerfallen vorher in einzelne Zellen, welche theils sich abrunden, theils cylindrisch bleiben. Einige von den runden Zellen zeichnen sich durch ihre Grösse und etwas stärkere Lichtbrechung aus (Fig. 4), so dass ich eine Zeit lang die Vermuthung hegte, in diesen Gebilden etwaige Dauersporen gefunden zu haben. Die Vermuthung erwies sich als unzutreffend. Alle aus ihrem Verbande isolirten Glieder sind keiner weiteren Entwicklung fähig; früher oder später (selten später als nach 24 Stunden) blassen sie ab, quellen auf und verschwinden ohne Spur. Sie sind die letzten Desorganisationsproducte der Fäden. — Ich habe mich absichtlich etwas länger vielleicht, als es von Interesse ist, über den Zerfall der Beggiatoafäden verbreitet, weil diese Vorgänge bei oberflächlicher Untersuchung als normale, als Fortpflanzungserscheinungen aufgefasst werden können. Es geschieht auch sonst nicht selten, dass ein scheinbar gesunder, schwefelhaltiger Faden, plötzlich unbeweglich wird und dann in einzelne Zellen zerfällt, welche Schwefel enthalten und einige Zeit lang ein ganz normales Aussehen besitzen. Zumal nach dem Uebertragen der Fäden aus einer Massencultur auf den Objectträger pflegen einzelne Fäden nach einigen Minuten zu zerfallen. Der Grund davon ist wahrscheinlich in der abweichenden Concentration der Flüssigkeit zu suchen. Dieselben Erscheinungen kann man durch Zusatz von destillirtem Wasser rasch hervorbringen. Der Zerfall ist durch die leichte Quellbarkeit der Querwände oder nur deren mittleren Schicht bedingt; wenigstens entsprechen die Bilder, welche man dabei bekommt, einer solchen Erklärung (Fig. 5). Man sieht, dass die Querwände verschwunden sind, und die Membran an den ihnen entsprechenden Stellen geplatzt ist; die Zellen sind auseinander gedrückt, wobei sie doch gegen die Zwischenräume scharf, wie durch eine sehr dünne Membran, abgegrenzt bleiben. — Ich habe mich eine Zeit lang eifrig bemüht, diese Zerfallsproducte zur weiteren Entwicklung zu bringen. Trotz zahlreicher Versuche gelang dies aber nicht. Unter Bedingungen, unter denen Beggiatoen nachweisbar ausgezeichnet wachsen, treten an diesen Gebilden sofort Auflösungserscheinungen ein. Schwefelkörnchen werden nicht eingelagert, die schon vorhandenen verlieren alsbald ihr charakteristisches tröpfchenartiges Aussehen, ihren eigenthümlichen Glanz, werden eckig und ganz schwarz: sie verwandeln sich in winzige undeutliche Kryställchen. (Fig. 5.) Nach 3—6 Tagen werden die Zellen so unkenntlich, dass sie kaum noch aufzufinden sind und schliesslich ohne Spur verschwinden.

Alles Gesagte zusammenfassend, betone ich mit besonderem Nachdruck, dass *Beggiatoa* nur eine Wuchsform, die des frei beweglichen Fadens, besitzt. Während $1\frac{1}{2}$ Jahren habe ich diese Organismen unter sehr verschiedenen Bedingungen cultivirt und habe nie auch nur eine Andeutung irgend welcher anderer Entwicklungsvorgänge beobachtet. Die verschiedenen *Beggiatoen*arten verhielten sich in der Cultur vollkommen gleich. Von anderen fädigen, sehr ähnlichen Schwefelbakterien sind sie auf den ersten Blick durch ihre äusserst charakteristische, unaufhörliche Beweglichkeit zu unterscheiden. Ein festsitzender Faden, so *Beggiatoa*-ähnlich er auch aussehen mag, ist sofort als nicht zu der Gattung *Beggiatoa* gehörig zu erkennen.

Es bleibt mir noch übrig, die Unterscheidungsmerkmale der einzelnen *Beggiatoa*species zu besprechen. Im Ganzen zählt man in systematischen Werken¹⁾ etwa 8 Species, welche durch die Menge der Schwefelkörnchen und durch die Dicke der Fäden characterisirt werden. Ich habe im Ganzen nur drei der am häufigsten vorkommenden Arten ausführlich untersuchen können²⁾. Die Menge des eingelagerten Schwefels kann, wie früher schon dargethan, als Speciesmerkmal nicht benutzt werden, da dieselbe je nach der H_2S - und O-Zufuhr innerhalb weiter Grenzen schwankt. Dagegen ist die Dicke der Fäden ein ganz constantes Merkmal, welches die einzelnen Species gut characterisirt³⁾. Ich habe diese Ueberzeugung natürlich durch mikroskopische Cultur jeder von diesen drei Formen gewonnen. — Obgleich diese meistentheils mit einander vermengt vorkommen, kann man doch sehr wohl vollkommen gleichartiges Material in der für eine mikroskopische Cultur nöthigen minimalen Menge finden. Ein einer Massencultur entnommenes kleinstes Flöckchen erweist sich nicht selten als aus Fäden vollkommen gleicher Dicke bestehend. Ist das nicht der Fall, so hilft man sich dadurch, dass man mit Hülfe

¹⁾ Winter, Pilze. Erster Band von Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland.

²⁾ Ob die übrigen, zumal die dicken *Beggiatoa arachnoidea* und *Beggiatoa mirabilis*, welche ich zu untersuchen keine Gelegenheit hatte, und welche überhaupt sehr seltene Formen zu sein scheinen, sich ebenso morphologisch verhalten wie diese, bleibt noch zu untersuchen.

³⁾ Will man die verschieden dicken *Beggiatoa*formen statt Species constante Varietäten nennen, so ändert dies natürlich den Sachverhalt nicht, wenn man im Auge behält, dass sie in einander nicht übergehen können und in den Schranken des Versuches sich absolut constant verhalten.

einer starken Lupe die meisten Fäden entfernt und nur einige wenige zurücklässt. Oder: man lässt die Cultur durch Schwefelhunger allmählich absterben bis die auszuschliessenden Fäden verschwunden sind. Das letztere Verfahren ist natürlich nur dann anwendbar, wenn diese nur in kleiner Zahl den zu isolirenden Fäden beigemischt sind. Durch diese und andere einfache Mittel ist es mir mehrere Male gelungen, vollkommen gleichartiges Material in meinen mikroskopischen Culturen zu erhalten.

Besonders leicht gelingt das mit der gemeinsten Art, *Beggiatoa alba* (Vauch.), (Taf. I, Fig. 1). In systematischen Werken wird für diese Species eine Fadendicke von $3-3\frac{1}{2} \mu$ angegeben. Die Fäden, welche ich am häufigsten cultivirte, waren nach möglichst genauen Messungen $2,8-2,9 \mu$ dick. Die Länge der einzelnen Glieder bei dieser Art beträgt, im Minimum $2,9-3,0 \mu$, im Maximum fast genau das Doppelte; die soeben aus der Theilung hervorgegangenen Zellen sind also fast isodiametrisch. Zwischen diesen Extremen findet man alle möglichen Uebergänge. Ich habe diese Art in sehr vielen Culturen lange Zeit beobachtet, wobei ich von wenigen Fäden ausging. Eine sehr gelungene Cultur dauerte z. B. 40 Tage (20. Januar bis 1. März 1887). Nie habe ich eine messbare Dickenveränderung wahrgenommen.

Weiter ist es mir gelungen eine dünnere Art von $1,6-1,7 \mu$ Fadendicke (Fig. 2) zu isoliren; die Fäden dieser Art bestehen aus schlankeren Gliedern, deren Länge zwischen $4,2$ und $8-8,5 \mu$ variirt. Die Cultur hatte speciell den Zweck zu verfolgen, ob diese Form in *Beggiatoa alba* übergehen kann. Die Beobachtung habe ich ununterbrochen 45 Tage lang (2. November bis 16. December 1886) fortgesetzt, wobei die Fäden ausgezeichnet wuchsen. Der Durchmesser der Fäden ist aber vollkommen unverändert geblieben.

Endlich beobachtete ich noch längere Zeit eine ausserordentliche dünne Form von nicht mehr als $0,8 \mu$ Dicke (Fig. 3). Diese habe ich zwar nicht isolirt, weil sie nur in ganz unbedeutender Menge zwischen anderen vorkommt; ich habe sie aber in einer Cultur zusammen mit *Beggiatoa alba* beobachtet, von welcher sie sich scharf unterscheidet. Anfangs, so lange neben *Beggiatoa alba* nur wenige Fäden der dünnen Art vorhanden waren, konnte ich das Wachsthum dieser direct verfolgen und constatiren, dass sie gut in die Länge wachsen, ohne ihre Dicke zu verändern. Im Verlaufe der Cultur vermehrte sich die dünne Form so, dass eine continuirliche Beobachtung bestimmter Fäden nicht mehr möglich war; nichtsdesto-

weniger glaube ich aber mit Sicherheit behaupten zu können, dass die dünne Art unverändert geblieben ist; denn es waren immer nur die zwei Formen mit ihrem constanten Dickenunterschiede zugegen, keine Uebergangsformen, was natürlich nicht der Fall gewesen wäre, wenn die Fäden ihre Durchmesser verändern könnten.

Auf Grund dieser Beobachtungen muss ich behaupten, dass die Fadendicke ein ganz constantes, durch Cultur nicht veränderliches Merkmal¹⁾ — ein Speciesmerkmal ist, so geringfügig es vom morphologisch-systematischen Standpunkte auch sein mag. Daraus aber geht keineswegs hervor, dass die *Beggiatoa* - Arten mit Hülfe dieses Merkmals scharf von einander unterschieden werden können. Und zwar deshalb, weil man eine ganze Reihe von „Uebergangsformen“ findet, d. h. Formen, welche bezüglich ihrer Fadendicke der einen oder der anderen der mit Speciesnamen belegten Formen sich nähern oder genau in der Mitte zwischen denselben stehen. Indem ich *Beggiatoen* aus verschiedenen Fundorten untersuchte — Umgebung Strassburgs, Bad-Langenbrücken (Baden), einige Schwefelquellen in der Umgebung des Thuner Sees (Schweiz) — fand ich Uebergangsformen zwischen *Beggiatoa alba* und meiner mittleren Form, zwischen dieser und meiner dünnsten Form, ferner auch solche, die in vielen kleinen Abstufungen dicker als *Beggiatoa alba* waren u. s. w. Ich habe einige von ihnen nur vorübergehend in meinen Culturen beobachtet. Natürlich konnte ich nicht die ungeheure Arbeit übernehmen, jede von ihnen zu isoliren und ausführlich zu untersuchen. Ich zweifle aber nicht daran, dass sich jede in der Cultur als ganz unveränderlich erweisen würde. Dazu geben mir, wie mir scheint, meine Beobachtungen an den drei oben erwähnten Formen genügende Berechtigung. Ich bin überzeugt, dass, wenn man alle *Beggiatoa*-formen aus möglichst vielen Standorten gesammelt vor sich hätte, man die extremsten Formen durch eine Kette von unzähligen von einander nur unbedeutend abweichenden „Uebergangsformen“ verbunden finden würde. Das würde den Beobachter bewegen zu glauben, sie gehören alle in den Entwicklungskreis nur einer Form, und einen Entwicklungsgang zu construiren, entweder von den dünnen zu den dicken oder umgekehrt. Nun zeigt aber die directe Beobachtung, dass

¹⁾ In absterbenden Culturen, wo die Fäden bereits in kurze Stücke zerfallen sind, begegnet man nicht selten keulig oder knorrig angeschwollenen Fadenstücken; das blosse Aussehen derselben lässt keinen Zweifel darüber, dass es Involutionsformen sind, was die weitere Cultur bestätigt.

ein solcher Schluss unrichtig ist und dass jedes Glied dieser Kette sich in den Schranken des Versuchs vollkommen constant verhält. In diesem Sinne ist dieses Beispiel lehrreich.

Wie wird nun der Systematiker mit diesen fast unmerklich von einander verschiedenen Formen verfahren? Es ist doch unmöglich aus jeder Form, welche von anderen durch einen eben nur messbaren Dickenunterschied abweicht, eine besondere Species zu machen. Es bleibt nichts übrig, wenn man überhaupt diese Gattung in besondere Species zergliedern will, als sämtliche Formen in Gruppen zusammenzufassen, deren Fadendicke zwischen bestimmten Grenzen sich bewegt, und diese Gruppen mit Speciesnamen zu belegen, etwa folgendermassen: Fadendicke bis $1\ \mu$ — *Beggiatoa minima*, von 1 bis $2,5\ \mu$ — *Beggiatoa media*, von $2,5$ — $4\ \mu$ — *Beggiatoa alba*, von 4 bis $5\frac{1}{2}\ \mu$ — *Beggiatoa major* u. s. w. Natürlich ist diese Eintheilung ebenso gut wie jede andere, weil sie nur auf Convention beruht.

Das Gesagte erschöpft die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der *Beggiatoa*. Wie der Leser sieht, kann hier von Pleomorphie gar keine Rede sein, man kann sich eigentlich keinen eiförmigeren Organismus vorstellen.

Wenn ich jetzt mich zu der mehrfach erwähnten Arbeit von Zopf wende, muss ich zu meinem Bedauern constatiren, dass seine Darstellung von der meinigen total verschieden ist, und zwar ist der Widerspruch so gross, dass unsere Resultate sich, so zu sagen, gegenseitig vollständig ausschliessen. Ich kann also nicht umhin, die Darstellung von Zopf einer ausführlichen Kritik zu unterwerfen, um die Ursachen dieses Widerspruches aufzuklären.

Die gewöhnliche und einzige Wuchsform der *Beggiatoa*, die des frei beweglichen Fadens, nennt Zopf *Leptothrix*zustand. Diese Fäden seien nur „Fragmente von *Beggiatoa*pflanzen, genauer ausgedrückt, ... nur die Endstücke der letzteren oder gar nur Bruchtheile solcher Endstücke.“ (l. c. S. 21). „Man hat daher zunächst vollständige Individuen aufzusuchen, und solche trifft man mit Sicherheit nur in den Pflanzen an, welche festgewachsen sind“ und Rasen an verschiedenen Gegenständen, Algen u. s. w. bilden. „Zu welchen Irrthümern und Ungenauigkeiten“, fährt Zopf fort, „die ausschliessliche Betrachtung freischwimmender *Beggiatoa*theile führen kann, zeigt die bisher allgemein als richtig behandelte Ansicht, dass bei den Fäden

der Beggiatoa, und speciell auch der vorliegenden Art, ein Gegensatz von Basis und Spitze nicht vorhanden sei. Und doch lässt sich an feststehenden vollständigen Individuen auf den ersten Blick die Unrichtigkeit dieser Ansicht erweisen.“ (S. 22). Weiter führt Zopf eine Reihe von Merkmalen an, wodurch sich die Basis und die Spitze unterscheiden; dieselben sind mehr oder weniger richtig, aber beziehen sich gar nicht auf Beggiatoa. Diese „feststehenden Beggiatoafäden“ gehören einem Organismus, der nur bei oberflächlicher Betrachtung zu Beggiatoa gerechnet werden kann; er weicht thatsächlich in seiner Entwicklungsgeschichte so sehr von Beggiatoa ab und verhält sich in der Cultur so charakteristisch, dass es geboten war, ihn in eine neue Gattung abzutrennen. Die ausführliche Beschreibung dieser, *Thiothrix* benannten, hoch differenzirten Bacterie folgt weiter. Es handelt sich hier aber natürlich nicht um den Namen, ob sie Beggiatoa oder anders zu nennen ist, sondern darum, dass die Beggiatoafäden, Zopf's *Leptothrix*zustand, nie aus diesen feststehenden Fäden hervorgehen. Hätte Zopf diese letzteren zu isoliren versucht und einige Tage gesondert beobachtet, so hätte er leicht sich überzeugen können, dass ihr ganzer Wachsthumsmodus von dem der Beggiatoa vollständig verschieden ist. Die Isolirung ist hier keine schwierige Aufgabe; sie gelingt durch Anwendung sehr einfacher Handgriffe. Hat man dies nicht gemacht, so liegt ein Wahrscheinlichkeitsschluss über die Zusammengehörigkeit der beiden Formen beim ersten Anblick in der That sehr nahe. In einer aus einer Massencultur entnommenen Probe findet man sehr oft, ja meistens, diese feststehenden Fäden mit Beggiatoen vermengt; beide erscheinen manchmal gleich schwarz von Schwefel, auch die Dicke der Fäden ist manchmal gleich; die vollkommene Unbeweglichkeit der einen ist sogar schwer zu bemerken, weil die anderen dazwischen kriechen und die frei flottirenden Spitzen der ersteren dadurch (auch durch verschiedene Thierchen) in Schwingungen versetzt werden. Nur die continuirliche Beobachtung in einer mikroskopischen Cultur weist die obige Annahme als falsch nach.

Weiter beschreibt Zopf die Entwicklung seiner *Leptothrix*form (d. h. Beggiatoa), wie folgt: „die jugendlichsten Fäden erscheinen sehr dünn, fast oder auch ganz körnchenfrei und lassen meist eine deutliche Gliederung durch Querwände in Langstäbchen erkennen, ohne dass eine Anwendung von Reagentien nöthig wäre. Kurze körnchenfreie Fäden mit Langstäbchenbildung stellen also die erste Phase der *Leptothrix*entwicklung dar.“ Sie verlängern sich und

„während dieses Vorgangs treten Schwefelkörnchen auf, zunächst in Formen sehr kleiner, schwach oder stark lichtbrechender Punkte. . . . Mit der Ausbildung der Fäden nehmen sie an Grösse und Zahl zu und erhalten ein noch stärkeres Lichtbrechungsvermögen.“ (S. 22.) Ich brauche wohl nicht mehr die Unrichtigkeit dieser Angaben auseinanderzusetzen, nachdem ich schon in meiner citirten Arbeit durch directe Versuche nachgewiesen habe, dass der Körnchengehalt der Fäden ausschliesslich von dem H_2S -Gehalt des Substrats abhängt. Auch giebt es weder alte, noch junge Fäden, da dieselben gleichmässig intercalär wachsen. Den Schluss über das Dickerwerden der Fäden hat Zopf wohl aus dem geselligen Vorkommen verschieden dicker Fäden (also verschiedener Arten) abgeleitet.

Nach Zopf soll die Beggiatoa weiter noch eine Reihe anderer Entwicklungszustände — Bacillus-, Bacterium-, Micrococcus-Formen, Zoogloeen, endlich Spirillen — bilden. Die Micrococcenbildung, ein complicirter Vorgang, beansprucht in besonderem Maasse unser Interesse. Dieselbe wird folgendermassen beschrieben: „die Glieder, aus denen die Fäden bestehen, tragen zunächst den Charakter der Bacillusform“, was nur bedeutet, dass sie cylindrische Zellen sind, deren Längsdurchmesser den Querdurchmesser ums zwei- bis dreifache übertrifft. Dann theilt sich ein jedes „Bacilluglied“ wiederholt durch Querwände, bis der ganze Faden in eine Unzahl von sehr niedrigen Scheibenstücken gegliedert erscheint. Darauf folgen Längswände, die ein jedes Scheibenstück in Scheibenviertel zerlegen. „Diese letzten Theilstücke runden sich schliesslich ab, um nunmehr Micrococcen darzustellen.“ (S. 24.) Diese Micrococcen werden dann durch Verquellen der Fäden frei.

Ich habe mir seiner Zeit grosse Mühe gegeben, diese von Zopf geschilderten Entwicklungsvorgänge aufzufinden, aber ganz vergeblich! Sogar die Zerlegung der Fäden in niedrige scheibenförmige Glieder habe ich nie beobachtet, trotzdem ich sehr verschiedenes Material unter Anwendung von absolutem Alkohol (bis zur Entfernung des Schwefels), Fuchsin- oder Jodlösung untersuchte. Die Zellen theilen sich anscheinend nicht ohne eine bestimmte Grösse erreicht zu haben, so dass die Länge der Zellen nur in bestimmten Grenzen variirt; die kürzesten Zellen sind entweder isodiametrisch oder kaum merklich länger als breit. Was die eigentliche Micrococcenbildung betrifft, so hat Zopf, meiner Ueberzeugung nach, diesen Entwicklungsvorgang construirt aus dem Vergleiche theils lebender, theils todter Fadenzustände, welche er zudem unrichtig gedeutet hat. Zopf's „Fäden

im Micrococcenzustand“¹⁾ sind nichts anderes, als dicht mit gleich grossen Schwefelkörnchen gefüllte Fäden. In H_2S -reichen Medien in meinen Culturen, auch in den Schwefelquellen traf ich massenhaft Fäden an, welche dicht mit grossen Körnern in so regelmässiger Lagerung erfüllt waren, dass man wirklich an eine Theilung der Glieder in Coccen, der Beschreibung von Zopf gemäss, leicht hätte glauben können (Taf. I, Fig. 6); zumal da die glänzenden Lichthöfe um die Körner es ganz unmöglich machen, selbst bei den stärksten Vergrösserungen zu entscheiden, ob Plasmaansammlungen mit Membranen diese Körner umgeben. In den Aeusserungen von Zopf: „man sieht einem Faden den Micrococcenzustand leicht an, denn in diesem Zustande ist er meist reich an Schwefelkörnchen in dichter Lagerung“ finde ich eine Hindeutung, dass diese meine Erklärung richtig ist. Ich habe natürlich besonders auf diese Zustände geachtet und, ich kann sagen, hunderte von Malen solche Fäden auf etwa stattgefundene Längstheilungen der Zellen untersucht, indem ich entweder durch absoluten Alkohol den Schwefel entfernte oder, wenn ich eine Cultur nicht opfern wollte, ein paar Tage lang keinen H_2S mehr gab, wobei die Körnchen von den Fäden selbst aufgelöst wurden. Nach Entfernung der Körner auf diese oder jene Weise kamen immer nur die gewöhnlichen, cylindrischen Zellen der Beggiatoen zum Vorschein.

Die Fig. 20 und 21 von Zopf²⁾ sollen dann die Auflösung der Fäden in schon fertig gebildete Micrococcehaufen darstellen. Nun stellen diese Figuren ganz naturgetreu nichts anderes vor, als abgestorbene und gequollene schwefelreiche Fäden. Man kann in einigen Minuten ganze Mengen von gesunden Fäden in den Zustand der Fig. 20 überführen, wenn man sie mit destillirtem Wasser auswäscht. Die Fäden verlieren sofort ihre Turgescenz, werden wellig, gebrochen, um schliesslich in einzelne aufgequollene Glieder zu zerfallen, wie es die Fig. 21 darstellt. Auch sonst, wie früher schon erwähnt, stirbt manchmal hie und da ein schwefelreicher Faden in der Cultur ab und giebt ähnliche Bilder. Die aufgequollenen Ueberreste der Glieder mit darin eingebetteten Schwefelkörnchen sind „die Micrococcehäufchen“ von Zopf. Wenn man diese einstellt und länger beobachtet, so sieht man nur Folgendes: der die Körnchen umgebende Schleim verschwindet nach etwa 3—6 Tagen spurlos, es

¹⁾ l. c. Taf. IV, Fig. 19.

²⁾ l. c. Taf. IV.

bleiben die Körnchen, welche auch langsam bei Luftzutritt infolge Oxydation aufgelöst werden. Zopf giebt an, ein Ausschwärmen der Micrococcen aus den Micrococcenzooglooen beobachtet zu haben. Das kann man allerdings an verschiedenen schwefelführenden „Micrococcen“ sehen, deren es nicht wenige giebt; sie stehen aber zu Beggiatoa in keiner genetischen Beziehung; der Nachweis der Continuität fehlt auch bei Zopf gänzlich. — Dasselbe kann man auch bezüglich der Stäbchen- und Spirillenbildung, wie Zopf es für Beggiatoa angiebt, wiederholen. Seine Fig. 14, 15, 25 (wie überhaupt die meisten auf Taf. IV) sind Beggiatoa ganz fremde Entwicklungszustände, wie weiter unten dargethan werden wird. Die Spirillen sollen sich durch Abbrechen spiralig gekrümmter Fadenenden bilden. Man findet aber zwischen den schwefelführenden Spirillenformen keine, die Stücken von Beggiatoafäden auch im Entferntesten ähnlich sehen. Daher sucht sich Zopf auszuhelfen, indem er behauptet, „dass die Spirillen sich allem Anschein nach, nur von den dünnen, also jüngeren und darum noch nicht allzu schwefelreichen Fäden der Beggiatoa abschnüren. Es darf dies aus dem Umstande geschlossen werden, dass man auch in den üppigsten, spirillenreichsten Culturen niemals Schrauben von einer Fadendicke findet, die den dicksten, ältesten, sehr schwefelreichen Fäden entspricht, die sich bereits im Micrococcenzustande befinden.“ (S. 27.)

Das Gesagte wird wohl genügen, um zu beweisen, dass Zopf seine Resultate bezüglich Beggiatoa nicht an der Hand von mikroskopischen Culturversuchen gewonnen hat, sondern einfach construiert, indem er verschiedene Zustände von verschiedenen Beggiatoaarten mit einander verglich (wobei er noch die pathologischen Zustände nicht gehörig würdigte) und mehrere andere mit Beggiatoa gesellig vorkommende Formen in den nämlichen Entwicklungskreis hineinzog.

T h i o t h r i x¹⁾ nov. gen.

Die hierher gehörigen Arten sind von den meisten Autoren von den Beggiatoen nicht unterschieden worden, weil sie diesen sehr ähnliche, charakteristische schwarze Körnchen enthaltende, Fäden bilden. Entwicklungsgeschichtlich sind sie bis jetzt ebensowenig wie die Beggiatoen untersucht worden. — In systematischen Werken und Exsiccaten wird dieser Organismus unter verschiedenen Namen ange-

¹⁾ Von *θειον* — Schwefel und *θρίξ* — Haar.

führt: als *Leptonema nivea* (Rabenh. Alg. Decad. 653), *Beggiatoa nivea* (Rabenh. Fl. eur. alg.), *Symphyothrix nivea* (Wartmann und Schenk, Schweiz. Kryptog.).

Von Cramer¹⁾ ist er unter dem Namen *Beggiatoa nivea* folgendermassen beschrieben worden: „die einzelnen Fäden sind stets unverzweigt, äusserst zart contourirt, scheidelos, ungegliedert und zeigen keine eigene Bewegung. Die Fäden der Badener Exemplare massen in der Dicke von 0,5 μ bis 2,1 μ . Zwischen den dünnsten und dicksten kommen alle Uebergänge vor.“ Jüngere Fäden sind homogen und farblos, ältere Fäden dagegen mit Schwefelkörnchen angefüllt. Die Fäden sind zu schleimigen, verzweigten Büscheln vereinigt, welche verschiedenen Gegenständen anhaftend, im Wasser frei flottiren. Es finden sich auch dazwischen strahlig angeordnete Colonien von Fäden, welche mit etwas angeschwollener Basis ebenfalls festen Körpern aufsitzen. — In der Kieler Bucht ist eine sehr dünne Form von Engler²⁾ gefunden worden. Er beschreibt dieselbe als eine Varietät der *Beggiatoa alba* — *Beggiatoa alba* var. *uniserialis* und bemerkt, dass die strahlig angeordneten Fäden dieser Form im Gegensatz zu den dickeren sehr beweglichen Fäden der *Beggiatoa alba* „fast starr sind.“

Da diese Bakterien von der Gattung *Beggiatoa* zu trennen sind und die älteren Namen — *Leptonema*, *Symphyothrix* — eine sehr verwickelte Synonymik haben, so blieb nichts übrig als einen neuen Gattungsnamen zu bilden.

Ich habe die *Thiothrix*arten sehr oft in Sümpfen und ganz besonders in Schwefelquellen gefunden und glaube, dass sie ebenso verbreitet sind, wie die *Beggiatoen*. In Schwefelquellen kommen sie immer in Gesellschaft von *Beggiatoen* vor, aber, so viel ich beobachtet habe, in sehr wechselnden Verhältnissen. So habe ich in Bad Langenbrücken in den Schächten der zwei dortigen Quellen, wo das stark H_2S -haltige Wasser kaum merklich auf schwarzem schlammigem Boden fliesst oder zum Theil herumstagnirt, fast keine *Thiothrix*, dagegen prachtvolle auf dem Schlamm ausgebreitete *Beggiatoanetze* gefunden. Im Gegensatz hierzu habe ich in den drei von mir untersuchten schweizerischen Schwefelquellen (in der Umgebung des Thuner Sees)

¹⁾ Chem.-phys. Beschreibung der Thermen von Baden in der Schweiz. Von Dr. Ch. Müller 1870.

²⁾ Ueber die Pilz-Vegetation des weissen oder todten Grundes in der Kieler Bucht 1883.

bei sofortiger mikroskopischer Untersuchung nur verschiedene Thiothrixarten in vollkommener Reinheit gefunden; der steinige Boden dieser rasch an Bergabhängen herabfliessenden Quellen, so wie sonstige vom Wasser umspülte Gegenstände (Thonröhren, Baumwurzeln) waren von deren weissen sammetartigen Rasen und fluthenden Büscheln ganz bedeckt. Es sind erst später beim Stehen des in diesen Quellen gesammelten Materials im Zimmer Beggiatoen aufgetreten, während Thiothrix massenhaft abstarb. Nach diesen Befunden scheinen die Thiothrixarten vorwiegend in rasch fliessendem Schwefelwasser vorzukommen, wo sie mit ihren Rasen feste Gegenstände überziehen, die Beggiatoen dagegen mehr in Schwefelquellen mit schlammigem Boden und in stehenden Gewässern. Unter diesen letzteren Bedingungen muss die Thiothrix vor Beggiatoa weichen, da diese die bezüglich der Sauerstoffzufuhr günstigste Lage einnimmt, die Thiothrixrasen überzieht und erstickt. In den mikroskopischen Culturen ist dieses gegenseitige Verhalten besonders gut zu beobachten. In den rasch fliessenden Quellen dagegen, wo Thiothrix sehr üppig wächst, können die Beggiatoen nur vereinzelt vorkommen, da deren nur schwach an der Unterlage haftende Netze vom fliessenden Wasser weggespült werden müssten.

Auch aus Sümpfen ist es mir nicht selten gelungen Thiothrixformen zu gewinnen. Sie sind mehrere Male in meinen oben erwähnten Infusen von Butomusrhizom mit Gyps aufgetreten. Das Wachsthum in den Gefässen ist sehr charakteristisch und von dem der Beggiatoen verschieden: sie wachsen fast immer nur an der Oberfläche von stark H_2S -haltigen Flüssigkeiten, schleimige Büschel bildend, die an verschiedenen auf der Oberfläche schwimmenden Gegenständen Bakterien-Zoogloeen, (Schwefel- und Gyps-Krystallen) angeheftet in die Flüssigkeit herabhängen. Sehr selten sind sie auch in den tieferen Schichten der Flüssigkeit zu finden und zwar nur in Gesellschaft von grünen Organismen, Oscillarien und Chroococcaceen, die sich massenhaft auf der Lichtseite des Gefässes entwickelt haben.

Es gelingt sehr leicht die Thiothrixarten auf dem Objectträger zu cultiviren. Und zwar ist die Beobachtung hier ganz ausserordentlich bequem, weil die Fäden immer dem Objectträger oder Deckglase sehr fest angeheftet sind. Man kann also die Cultur beliebig oft und energisch auswaschen, ohne im mindesten zu befürchten, dass die eingestellten Exemplare entfernt werden könnten. Entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen können hier leicht an einzelnen Exemplaren von den jüngsten Stadien an ausgeführt werden. Hat man einmal

ein reines Beggiatoa-freies Flöckchen in Cultur genommen, so kann man, von dieser minimalen Menge ausgehend, die Zahl der Object-trägersculturen beliebig vermehren, indem man nach einigen Tagen einfach das mit Thiothrixräschen bewachsene Deckglas abhebt und damit einen anderen Tropfen bedeckt, auf den alten aber ein neues Deckglas legt. Die bekannten Räschen, ja sogar einzelne bekannte Exemplare findet man dann in der neu eingerichteten Cultur wieder, selbst wenn man das Deckglas zum Zweck der Reinigung mit der Spritzflasche gründlich ausgewaschen hat. Dieses Verfahren sichert die Gleichartigkeit des Culturmateri als in successiven Culturen; was nicht ohne Wichtigkeit ist, wenn man über die Constanz bzw. Inconstanz der Entwicklungsvorgänge sich ein Urtheil bilden will.

Was die Ernährungsbedingungen dieses Organismus betrifft, so ist nichts specielleres darüber zu sagen. Er ist als eine exquisite Schwefelbacterie zu bezeichnen. Sowohl die Aufspeicherung, als die Auflösung des Schwefels geht hier ganz besonders rasch vor sich. Wäscht man fast schwefellose Fäden mit schwach H_2S -haltiger Flüssigkeit, so treten die Körnchen sofort unter den Augen des Beobachters auf; nach 10 Minuten langem Auswaschen sind die Fäden schon mit Schwefel überfüllt. Nach meinen Beobachtungen wachsen sie nur dann gut, wenn sie durch reichliche Zufuhr von H_2S in verdünnter Lösung in einem mit Schwefel vollgestopften Zustande erhalten werden. Solche Fäden sind vollkommen schwarz, man sieht an ihnen gar nichts mehr, als eine dicht gedrängte Masse von Körnchen, weder Plasma noch Membran sind wahrzunehmen. Diese ganze Masse von Schwefel kann manchmal schon nach 24 Stunden aufgelöst sein. Nach längerer H_2S -Entziehung verfallen die Fäden bald in einen krankhaften Zustand, wovon weiter die Rede sein wird.

Ueber die Cultur dieser Organismen unter dem Deckglase will ich noch bemerken, dass sie gegen einen höheren H_2S -Gehalt viel empfindlicher sind, als Beggiatoen, weil diese letzteren die tieferen Schichten der Flüssigkeit verlassen und zu dem Rande kriechen können, während jene durch Sauerstoffentziehung zu Grunde gehen. Ein tägliches 3 — 4 maliges Auswaschen mit kaum nach H_2S riechender Flüssigkeit wirkt am günstigsten.

Ich gehe jetzt zu der Entwicklungsgeschichte über, wie ich sie in mikroskopischen Culturen beobachtet habe. Ein Stäbchen, welches sich eben am Glase festgesetzt hat, oder ein junger Faden zeigt in seinem Inhalte keine Verschiedenheit von den älteren d. h. langen Fäden; er ist ebenso reich an Schwefel wie diese. (Taf. I, Fig. 7.)

Mit einem Ende sitzt das Stäbchen senkrecht oder schief auf dem Glase, mit dem anderen ragt es frei in die Flüssigkeit hinein. An der Anheftungsstelle bemerkt man (besonders gut wenn dieselbe dem Beobachter zugekehrt ist, der Faden also auf dem Deckglase sitzt) bald eine Schleimansammlung, welche zuerst kaum merklich ist, später aber zu einem runden scharf contourirten hyalinen Polsterchen wird, in dem das festsitzende Ende steckt. (Fig. 7, 8, 13). Bei ausgewachsenen Fäden übertrifft der Durchmesser dieses Polsterchens etwa zweimal den Querschnitt des Fadens; bei sehr langen Fäden sieht es unregelmässig lappig, wie zerflossen aus.

Bei der Streckung des Stäbchens zu einem jungen Faden tritt gewöhnlich eine scharfe Krümmung ein, bis sein freies Ende ungefähr unter einem rechten Winkel zu dem festsitzenden gerichtet ist. Manchmal werden mehrere unregelmässige Krümmungen nach verschiedenen Seiten oder auch eine kurze weite Spirale gebildet, bis eine bestimmte Wachstumsrichtung eingeschlagen wird. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist ungefähr der der Beggiatoen gleich: selten erreicht ein Faden in 24 Stunden seine doppelte Länge.

Ohne Anwendung von Reagentien ist keine Spur von Gliederung sichtbar. Entfernt man aber den Schwefel mit absolutem Alkohol und färbt dann mit Fuchsin, so treten die Scheidewände sehr deutlich hervor. Zahlreiche Messungen der Zellenlängen, welche ich gemacht habe, gestatteten mir keinen bestimmten Schluss über die Vertheilung des Wachstums in den Fäden zu ziehen. An einer 1,4 bis 1,7 μ dicken Art habe ich die Zellen an der Spitze 8 bis 15 μ lang gefunden, weiter gegen die Basis meistens 4,2 bis 8,5 μ ; es waren aber dazwischen hie und da, nicht paarweise, sondern vereinzelt, viel kürzere Zellen eingeschaltet. Besonders lange Fäden derselben Art bestehen an ihrer Basis aus aufgedunsen aussehenden bis 2,5 μ dicken, nur 1,7 μ hohen Zellen. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Endzellen gewöhnlich länger, als die basalen sind. Was die Dicke der Fäden betrifft, so ist sie an der Basis meistens etwas grösser als gegen die Spitze, wo die Fäden sich allmählich verjüngen, etwa wie folgt: an der Basis 2,0 μ , in der Mitte 1,7 μ , an der Spitze nur 1,4 bis 1,5 μ . Einige Verschiedenheiten in der Structur des basalen und des apicalen Theiles sind also wirklich vorhanden, wie das schon Zopf für seine „festsitzenden Fäden“ bemerkt hat: der apicale Theil besteht aus schlankeren Zellen, der basale aus kürzeren und dickeren. Dazu kommt noch die charakteristische Schleimabsonderung an der Basis.

Da die Zelltheilungen in lebenden Fäden unmöglich zu beobachten sind, so ist es mir nicht gelungen die Frage ganz sicher zu entscheiden, ob die Fäden gleichmässig intercalär wachsen, oder ob das Wachsthum in den älteren Theilen allmählich erlischt. Ich habe aber Grund zu glauben, dass letzteres der Fall ist. Man bemerkt nämlich, dass Krümmungen nur in den jüngeren Theilen entstehen und dass einmal gebildete Krümmungen in älteren Theilen sich nicht wieder ausgleichen. Besonders aber spricht für die obige Annahme die Ungleichheit in dem H_2S und S-Oxydationsvermögen des basalen und apicalen Theils, welche an sehr langen Fäden sehr deutlich hervortritt. Steht viel H_2S zu Gebote, so sind die Zellen etwa im oberen Drittel eines Fadens stets mit Schwefel überfüllt, weiter gegen die Basis zu nimmt der Schwefelgehalt allmählich ab, und das untere Drittel oder Viertel des Fadens ist ganz schwefelfrei. Diese Körnchenvertheilung weist darauf hin, dass die jüngeren Theile viel energischer Schwefel aufspeichern d. h. H_2S oxydiren, als die älteren. Bei Mangel an H_2S hingegen enthalten diese noch Körnchen, wenn jede Spur davon in jenen schon verschwunden ist. Es wird also Schwefel in den jüngeren Theilen rascher eingelagert und ebenso aufgelöst, und da bei den Schwefelbakterien im Allgemeinen anzunehmen ist, dass die Intensität des Schwefeloxydationsprocesses mit dem Wachsthum zusammenhängt, so spricht diese Erscheinung entschieden für eine ungleiche Vertheilung des Wachstums in einem Faden. Ich habe diese Detailbeobachtungen nicht weglassen wollen, weil sie auf eine höhere Differenzirung der Thiothrixfäden hindeuten, von welcher bei den Beggiatoen keine Rede sein kann.

Die Fäden sind bis jetzt immer als scheidenlos beschrieben worden. Es gelingt auch selbst bei Anwendung verschiedener Reagentien tatsächlich nicht in gesunden Fäden eine Scheide deutlich zu unterscheiden. Doch lässt die Beobachtung der normalen Entwicklungsvorgänge schon das Vorhandensein einer Scheide vermuthen, die auch wirklich bei einigen pathologischen Zuständen deutlich zum Vorschein kommt. Diese letzteren werden leicht durch H_2S -Entziehung hervorgerufen. Sind die Fäden ganz schwefelfrei geworden, so hört das Wachsthum vollständig auf, und das Plasma nimmt ein krankhaftes, grob klumpiges Aussehen an; man kann diese Fäden dann mehrere Tage beobachten, indem man täglich mehrere Male frische Nährlösung ohne H_2S zuführt, — keine Spur von Verlängerung ist mehr zu bemerken. Ebensowenig aber treten jene charakteristischen pathologischen Veränderungen (Zerfall in immer kürzere Stücke und dann in einzelne

Zellen) ein, welche bei Beggiatoen unter diesen Bedingungen sich einstellen. Nach ungefähr 8 bis 10 Tagen findet man plötzlich die Fäden in dem Sinne verändert, dass Fadenstücke und einzelne Glieder innerhalb einer gemeinsamen Hülle unregelmässig, auf verschiedene Entfernungen auseinandergeschoben und zum Theil aus derselben ausgetreten sind. (Fig. 14.) Diese gemeinsame Hülle — die Scheide — ist dann sehr gut zu sehen und erweist sich, namentlich in der basalen Partie, als ziemlich derb, doppelt contourirt, gegen die Spitze aber ganz ausserordentlich zart. Die ausgetretenen Fadenstücke bleiben ganz inert vor dem Fadenende liegen und zeigen keine Spur von Eigenbewegung. Weitere Verschiebungen treten auch im Innern der Scheide nicht mehr ein. Alles bleibt auch weiterhin absolut stationär. Unzweifelhaft sind die Fäden in diesem Zustande schon todt, da sie trotz wiederholter H_2S -Zufuhr keine Spur von Schwefelkörnchen bilden und in keiner Weise wieder zum Wachsthum zu bringen sind.

Man hat es also im obigen mit einem einmaligen Vorgang, einer Absterbeerscheinung zu thun, und zwar könnte sich dieser Process folgendermassen abspielen: abgestorbene Zellen geben innerhalb der Scheide osmotisch wirksame Stoffe ab, welche ein Eindringen von Wasser durch die Scheide hindurch verursachen. Durch den auf diese Weise entstandenen osmotischen Druck werden nun die mit eigenen Membranen versehenen in der Scheide verschiebbaren Glieder und Gliedercomplexe gegen die Oeffnung hin gerückt werden, so lange als dieser Druck andauert. Für diese Erklärung spricht der Umstand, dass die Scheiden an den leeren Stellen immer straff gespannt sind und deutlich aufgebläht erscheinen; keine Einknickung tritt an diesen Stellen ein, selbst wenn man die Fäden gewaltsam hin und her bewegt. — Gleichviel ob diese Erklärung richtig ist oder nicht, wird durch diese Beobachtungen die Thatsache festgestellt, dass die Thiothrixfäden eine Scheide besitzen, wenn auch diese viel schwächer ausgebildet ist, als bei *Cladothrix dichotoma*, *Leptothrix ochracea* und Verwandten. Dagegen besitzt *Beggiatoa* keine Andeutung einer solchen.

Hat ein Faden eine gewisse, übrigens bei verschiedenen Individuen sehr verschiedene Länge erreicht, so treten Entwicklungsvorgänge ein, welche als Gonidienbildung aufgefasst werden müssen. Wenn diese sich frühzeitig an verhältnissmässig kurzen, etwa nur 100 μ langen Fäden einstellt, so spielt sie sich in der einfachsten Form folgendermassen ab: an dem sonst scheinbar

ungegliederten Faden erscheint ein terminales Stück, (wahrscheinlich das Endglied) deutlich abgegliedert und stellt ein ungefähr 8 bis 9 μ langes Stäbchen vor, das nur durch die unsichtbare gallertige Scheide mit dem Faden verbunden bleibt. (Fig. 8). Bald wird dieses Endstück beweglich. Zunächst ist es nur ein kaum merkliches Zittern, das dem ganzen Faden sich mittheilt, dann beginnt das Stäbchen langsam zu schwanken, indem es sich bald unter einem rechten Winkel zu dem Faden stellt, bald sich dem Faden anlegt u. s. w. Die Bewegungen sind im Ganzen sehr träge und wechseln mit ziemlich langen Ruhepausen ab. Auffallend ist, dass das Fadenende mit dem Stäbchen, etwas früher oder später (aber constant bei allen meinen Beobachtungen) aufhört frei zu flottiren und sich dem Glase anheftet: giebt man dem Mikroskoptische kleine Stösse, so sieht man jetzt nur die mittlere Partie des Fadens zittern; oder noch besser erzeugt man einen heftigen Wasserstrom, so wird das Fadenende entweder gar nicht mitgerissen, oder gleitet langsam, ruckweise, wie unter grosser Reibung auf der Unterlage, um endlich von derselben abgerissen und fortgeschleudert zu werden. Dabei bricht nicht selten das Stäbchen vom Fadenende ab und bleibt am Glase haften. — Die Ablösung des Stäbchens, wenn sie nicht durch mechanische Eingriffe bewirkt wird, geht activ und zwar in folgender charakteristischer Weise vor sich: dasselbe beginnt auf dem Glase sehr langsam fortzukriechen, wobei es den Mutterfaden in Mitleidenschaft zieht. Infolge dessen wird dieser gewaltsam ausgestreckt oder gebogen und endlich reisst er vom Stäbchen ab und schnellt wie eine gespannte Feder zurück. Das freigewordene Stäbchen fährt fort an der Unterlage haftend sich zu bewegen. Die Bewegungen sind äusserst träge und unregelmässig: bald schiebt es sich dem Glase flach angedrückt vor, bald stellt es sich senkrecht, legt sich an, hebt wieder das andere Ende ab u. s. w. Während der ganzen Periode seiner Beweglichkeit, welche von 1 bis 3 Stunden beträgt, legt es eine Strecke von etwa nur 50 bis 100 μ zurück. Endlich setzt sich das Stäbchen definitiv in einer zum Glase senkrechten Stellung fest und kommt zur Ruhe. Erst dann beginnt dasselbe zu einem Faden auszuwachsen, wobei meistens die charakteristische Krümmung eintritt.

Wenn die Stäbchenbildung erst spät, also bei verhältnissmässig langen Fäden eintritt, so trennen sich meistens nicht ein, sondern mehrere Glieder fast gleichzeitig innerhalb der Scheide aus ihrem Verbande. (Fig. 9.) Der Vorgang schreitet manchmal rasch basipetal fort, bis die ganze obere Hälfte (oder $\frac{2}{3}$) des Fadens in eine Reihe von Stücken zerlegt

wird, die gegen einander abgerundet und abgegrenzt und nur durch die Gallerthülle im Verbande gehalten werden. Ich habe Fäden mit bis zu 15 vorgebildeten Stäbchen nicht selten beobachtet. Die Stäbchen sind dann auch meistens viel länger, 15 bis 40 μ lang, so dass sie höchst wahrscheinlich aus 2 bis 4 Zellen bestehen. Die Ablösung wird, wie oben, dadurch eingeleitet, dass der ganze aufgelockerte Endtheil des Fadens sich fest ans Glas anheftet. Der Stäbchencomplex wird dann beweglich. Die einzelnen Stäbchen rücken hin und her und ändern fortwährend ihre Gruppierung: bald sind sie in eine gerade Linie angeordnet, bald in eine Zickzacklinie, oder gar seitlich aneinander gelegt. Die Ablösung der ganzen Stäbchenkette vom Mutterfaden erfolgt in der oben beschriebenen Weise. Nach der Ablösung (Taf. I, Fig. 10, 11¹⁾) gehen die Bewegungen etwas energischer vor sich: jedes Stäbchen bewegt sich selbständig, indem es entweder auf der Unterlage gleitet, oder auf das eine Ende sich stützend das andere zu heben sucht. Diese Manöver machen den Eindruck, als ob jedes Stäbchen sich von den übrigen loszumachen strebte, was endlich auch gelingt. Die Stäbchen kriechen dann auseinander und setzen sich bald fest.

So ordnungslos die Bewegungen der einzelnen Stäbchen zu sein scheinen, so wird doch eine gewisse Richtung dabei innegehalten oder richtiger eine bestimmte Richtung vermieden. Befinden sich die Mutterfäden in einer gewissen Entfernung vom Deckglasrande, so bewegen sich die Stäbchen nie ins Innere des Tropfens, sondern zum Tropfenrande. Und da die Stäbchen nach minimaler Ortsveränderung zur Ruhe kommen und zu Fäden auswachsen, so resultirt ein dem Deckglasrande näher als die Mutterfäden gelegenes Thiothrixräschen, dessen Fäden sich in diesem Falle ebenfalls nach dem Deckglasrande zu richten.

Das Umgekehrte ist bei peripherischer Stellung der Fall: in der äusseren etwa 1 mm breiten Zone des Tropfens sind alle Räschen gegen das Centrum desselben gerichtet²⁾. Wachsen die Fäden aus dem Innern in diese Zone hinein, so sieht man dieselben eine scharfe Krümmung machen, bis ihre Enden wieder gegen das Centrum

¹⁾ Vergl. dazu die Figur von Zopf Taf. IV, Fig. 14, 15.

²⁾ Dies Verhalten erinnert ganz an die Vegetation desselben Organismus in Massenculturen auf der Oberfläche einer H₂S-haltigen Flüssigkeit, wo derselbe an der Oberfläche befestigte, ins Innere der Flüssigkeit hineinwachsende Büschel bildet.

gerichtet sind. Diese Erscheinungen weisen unzweifelhaft darauf hin, dass *Thiothrix* bezüglich ihres Sauerstoffbedürfnisses sich ebenso verhält wie *Beggiatoa*¹⁾, das heisst, dass sie nur mässige Sauerstoffspannungen aufsucht.

Die Ergiebigkeit der Stäbchengonidien-Bildung ist immer sehr gross. Die Umgebung grösserer Räschen ist immer mit abgetrennten, beweglichen oder festsitzenden Stäbchen, zickzackförmigen Verbänden von solchen u. s. w. dicht besät. Rasch entstehen junge, dichte, aus kurzen, senkrechten Fäden bestehende Räschen, welche einer schwarzen Bürste nicht unähnlich aussehen. Alles zusammen giebt einer *Thiothrix*cultur ein ganz ausserordentlich charakteristisches Aussehen (Fig. 12), welches in einer Zeichnung nicht gut wiedergegeben werden kann.

Bemerkenswerth ist die Neigung der Stäbchengonidien sich in dichten Gruppen festzusetzen, so dass die jungen Fäden dann aus einem gemeinsamen Gallertpolster strahlig divergiren. In den Massenculturen begegnet man sehr oft solchen „strahligen Colonien“ wie sie Cramer und Engler beschreiben und abbilden. Auch findet man Algenfäden, Pilzfäden, Bacterienzoogloeen u. s. w. dicht mit *Thiothrix*fäden besetzt²⁾. Sie setzen sich auch nicht selten auf andere *Thiothrix*fäden fest, so dass manchmal ganz regelmässig „dichotom“ verzweigte Gebilde entstehen können, zumal da die Fäden ungefähr gleich gerichtet wachsen; die Entstehung solcher Gebilde habe ich oft in meinen Culturen direkt beobachtet³⁾. (Fig. 7.) Dagegen habe ich *Thiothrix*fäden nie auf *Beggiatoa*fäden festsitzend gefunden, wahrscheinlich infolge der Beweglichkeit dieser letzteren.

Der ganze Entwicklungsgang dieser Pflanzen, wie er in mikroskopischen Culturen zu beobachten ist, zeigt uns, dass wir es hier mit exquisiten Quellenbewohnern zu thun haben. Durch die

¹⁾ Siehe meine „Schwefelbakterien“ Bot. Z. 1887, S. 512—517.

²⁾ Die Fig. 1, Taf. IV von Zopf stellt ein *Thiothrix*räschen auf einem Algenfaden dar. Alle Fäden, mit Ausnahme von c gehören der unten als *Thiothrix nivea* bezeichneten Form; c — ist eine sehr dünne Art (mit der Englerschen *Beggiatoa alba* var. *uniserialis* identisch), welche ich *Thiothrix tenuis* benannt habe.

³⁾ Ich erinnere mich in der Literatur Angaben über Schwefelkörnerführende *Cladothrix*fäden gefunden zu haben. Das sind unzweifelhaft zu solchen verzweigten Gebilden verbundene *Thiothrix*fäden. Auch die Fig. 2, Taf. II von Zopf, welche eine *Cladothrix*pflanze „mit weitgehender Coccenbildung“ vorstellen soll, ist wohl nicht anders zu deuten.

Art der Stäbchenabgliederung wird gut verständlich, wie sie befähigt sind im schnellfliessenden Wasser verschiedene glatte Gegenstände mit ihren Rasen zu überziehen. Die Bildungsweise der von Cramer beschriebenen fluthenden schleimigen Büschel findet auch ohne Weiteres eine Erklärung in der obigen Darstellung.

Alles Gesagte zusammenfassend, characterisire ich diese neue Gattung folgendermassen: Fäden unbeweglich, gegliedert, mit einer zarten Scheide, einen deutlichen Gegensatz von Basis und Spitze zeigend, durch ein Gallertpolster an feste Gegenstände befestigt, unter normalen Wachstumsbedingungen dicht mit Schwefelkörnern gefüllt; Reproduction durch Stäbchengonidien, welche auf festen Gegenständen kriechend sich langsam bewegen, nach kurzer Bewegungsdauer sich auf verschiedene Gegenstände festsetzen und zu Fäden auswachsen.

Unbestreitbar gehören die Thiothrixformen zu den höchst differenzirten Bakterien. Ihre Trennung von Beggiatoa, welche scheidenlos, vollkommen gleichartig in ihrer ganzen Ausdehnung gebaut, immer frei beweglich ist, keine Stäbchengonidien bildet, — und ihre Stellung in ein besonderes Genus erscheint somit als vollkommen gerechtfertigt. In viel näherer Verwandtschaft als zu Beggiatoa steht Thiothrix zu Cladothrix und der sogenannten Leptothrix ochracea. Von diesen wieder unterscheidet sich die neue Gattung sehr scharf durch ihren Schwefelkörnchengehalt, durch ihre viel schwächer ausgebildete Scheide, die Art und Weise der Bildung und Abgliederung der Stäbchen, die eigenthümliche Bewegung dieser und durch viele andere morphologische Merkmale, denen noch tiefgreifende physiologische Unterschiede sich zugesellen.

Was die Unterscheidung der einzelnen Thiothrixarten betrifft, so habe ich mir nicht die grosse Mühe geben wollen um dieselbe ganz vorwurfsfrei durchzuführen, das heisst eine Reihe von Formen von einander zu isoliren und von ihrer Constanz mich durch längere Cultur zu überzeugen. Doch ist es mir einmal durch Zufall gelungen, zwei ziemlich entfernte Formen längere Zeit hindurch fast rein zu cultiviren. Ich habe dann mit ziemlicher Sicherheit feststellen können, dass sie nicht in einander übergehen.

Die eine ist an der Basis 2 bis 2,5 μ , in der Mitte 1,7 μ , an der Spitze 1,4 bis 1,5 μ dick. Kurze Fäden sind gleichmässig 1,7 μ dick. (Fig. 7, 9, 10). Ich nenne sie Thiothrix nivea.

Die andere ist nur 1 bis 1,1 μ dick, und zwar zeigen selbst sehr lange Fäden in ihrer ganzen Ausdehnung eine gleichmässige oder fast gleichmässige Dicke. (Fig. 8; 11). Mit *Beggiatoa alba* var. *uniserialis* von Engler identisch. Diese mag *Thiothrix tenuis* heissen.

Eine dritte von diesen beiden bezüglich ihrer Dicke sehr entfernte Form habe ich nur einmal in der Schwefelquelle von Adelsboden (Schweiz) angetroffen und nur flüchtig untersucht. Ich konnte sie wegen Mangel eines Ocularmikrometers an Ort und Stelle nicht messen. In dem aufbewahrten Material verschwand sie. Die Fäden bilden ganz ausserordentlich dichte Rasen, sind fast unmessbar dünn, sicher nicht dicker als 0,4 bis 0,5 μ . Die wie schwarze winzige Pünktchen aussehenden Schwefelkörnchen und die abgeknickten Stäbchen an ihrer Spitze gestatteten diese Form als eine *Thiothrix* zu bestimmen. Ihre Selbständigkeit den oben beschriebenen Arten gegenüber steht auch ohne Culturversuche ausser Zweifel. Sie mag den Namen *Thiothrix tenuissima* führen.

Viele „Uebergangsformen“ habe ich gelegentlich beobachtet und cultivirt, verzichte aber darauf denselben bestimmte Speciesnamen zu geben.

Ich hoffe jetzt genügende Beweise gegeben zu haben, dass Zopf's „festsitzende Beggiatoen“ in keiner Beziehung zu *Beggiatoa* stehen, dass sie durchaus selbständige, von *Beggiatoa* sogar ziemlich weit im System entfernte Organismen sind. Doch angesichts des bestehenden Widerspruches glaube ich bei dieser Frage noch etwas verweilen zu müssen, um etwaigen noch möglichen Einwänden vorzubeugen und gleichzeitig einige Fehlerquellen zu erläutern. — Man könnte vielleicht vermuthen, dass unter ganz bestimmten Bedingungen, die in meinen Culturen nicht erfüllt waren, von den *Thiothrix*fäden sich doch manchmal lange, bewegliche, biegsame *Beggiatoen*-ähnliche Fäden abgliedern könnten. Eine solche Vermuthung wäre indessen einerseits ganz unbegründet, anderseits wären auch dann diese Fäden noch keine *Beggiatoa*, da die Structur der Fäden bei dieser von *Thiothrix* erheblich abweicht. Aus den Stäbchen wachsen anderseits immer nur gewöhnliche *Thiothrix*fäden hervor, wie man es in jeder Cultur zu Tausenden beobachten kann. Durch fortgesetzte Cultur habe ich weiter die vollständige Ueberzeugung gewonnen, dass der oben dargestellte Entwicklungsgang durch äussere Einwirkungen nicht zu

verändern ist. Da die Cultur unter den angegebenen Bedingungen sehr leicht ist, so kann sich jeder von der Richtigkeit des Gesagten überzeugen.

Um die Selbständigkeit von *Thiothrix Beggiatoa* gegenüber festzustellen, ist es natürlich bequemer in einer Objectträgercultur von *Beggiatoa*-freiem Material auszugehen, das ohne Schwierigkeit in den oben erwähnten, auf der Oberfläche einer Massencultur schwimmenden Büschelchen zu finden ist. Steht nur gemischtes Material zur Verfügung, so gelingt es auch dann durch einfache mechanische Mittel die Cultur allmählich von *Beggiatoa* zu säubern. Thut man dies nicht, so kann *Thiothrix* nicht gut gedeihen und wird bald von *Beggiatoa* verdrängt.

Wenn man neben *Thiothrix Beggiatoa* in ansehnlicher Menge in eine mikroskopische Cultur bringt, so geschieht folgendes: die letzteren wandern sofort nach allen Seiten dem Tropfenrande zu, nehmen in einer bestimmten Entfernung von diesem Stellung und verflechten sich dort zu einem dichten Saum, welcher den Luftzutritt zum Innern des Tropfens vollständig abschneidet. Die darin abgesperrten *Thiothrix*fäden gehen dann bald zu Grunde, und es bleibt in der Cultur nur *Beggiatoa* übrig. Berücksichtigt man dann nur dieses Resultat, ohne darauf zu achten wie es zu Stande gekommen, so liegt es nahe, eine Umwandlung jener in diese zu vermuthen. Wenn *Beggiatoa* nur in unbedeutender Menge vorhanden ist, so wächst *Thiothrix* zunächst ungestört, bis die erstere sich stark vermehrt hat, dann aber werden selbst die in der peripherischen Zone gewachsenen Räschen von den umherkriechenden *Beggiatoa* so umsponnen, dass die *Thiothrix*fäden sich vollständig der Beobachtung entziehen. Um die *Beggiatoa* wegzuschaffen, hebt man das Deckglas ab, zieht die zu einem peripherischen Saum verflochtenen *Beggiatoa*fäden mit einer Pincette oder Nadel als zusammenhängendes Fädchen heraus und spritzt dann den Objectträger und das Deckglas ziemlich energisch mit Wasser ab. Es bleiben nach dieser Operation nur wenige *Beggiatoa*fäden, im günstigen Falle keine mehr übrig. Die Cultur von *Thiothrix* kann dann ungestört weiter fortgeführt werden. Durch eine solche zwei Mal wiederholte Behandlung ist es mir am 25. März 1887 das erste Mal gelungen *Thiothrix* zu isoliren. Diese Cultur wurde dann bis zum 21. Mai fortgeführt, an welchem Tage sie verunglückte. Weiter habe ich zwei Culturen von reinem Material vom 1. Juni bis zum 4. August, endlich noch zwei vom 14. November bis zum 6. Januar 1888 beobachtet. Die Beobachtungsdauer scheint mir genügend zu sein, um mit Sicherheit die Einförmigkeit des Entwicklungsganges dieser Bacterie behaupten zu können.

Die rothen Schwefelbakterien.

Zur Physiologie.

Hierher gehört eine Reihe von Formen, welche durch das Vorhandensein eines rothen oder roth-violetten Pigments (Bacteriopurpurin Ray Lankester) sich auszeichnen. Physiologisch verhalten sich diese Formen gleich, auch morphologisch stehen sie einander sehr nahe.

I. Dass die rothen Bakterien — Schwefelbakterien sind, d. h. H_2S bezw. Schwefel zu ihrem Leben wie die Beggiatoa bedürfen, habe ich in meiner mehrfach citirten Untersuchung an einer Reihe von Formen experimentell nachgewiesen. Diese waren: *Monas Okenii*, die sog. *Clathrocystis roseo-persicina*, *Sarcina sulfurata* und *Ophidomonas sanguinea*. Seitdem habe ich mit allen mir zugänglichen Formen (deren Beschreibung weiter folgt) parallel mit den fortgesetzten langwierigen entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen mehrmals dieselben Versuche wiederholt, welche die vollkommene Uebereinstimmung aller dieser Formen in der erwähnten Beziehung als Thatsache sichergestellt haben. Dabei ist aber hervorzuheben, dass die Intensität der charakteristischen Oxydationsthätigkeit bei verschiedenen Formen sehr verschieden ist. Bei der Cultur unter dem Deckglase, nebeneinander, fällt diese Verschiedenheit sofort auf: während die einen beim Verweilen in H_2S -reichen Medien sich rasch mit Schwefel erfüllen, lagern die anderen nur ganz spärliche Mengen von Körnchen ab. Zwischen diesen Extremen kommen alle Uebergänge vor. Auch die Grösse und die Vertheilung der Schwefelkörnchen sind unter gleichen Bedingungen bei verschiedenen Formen verschieden, und erweisen sich diese Merkmale bei längerer Cultur als ziemlich constant.

Wenn man also diese ihre hervorragendste physiologische Eigenschaft allein in Betracht zieht, ist man vollkommen berechtigt, die rothen Bakterien den farblosen Schwefelbakterien — *Beggiatoa*, *Thiothrix* — unmittelbar an die Seite zu stellen. Es ist aber nicht zu verkennen, dass sie in manchen Beziehungen, biologisch wie physiologisch, von diesen sich verschieden verhalten; auch in morphologischer Beziehung bilden sie eine von jenen im System etwas entfernt stehende Gruppe von untereinander sehr nahe verwandten Organismen. In der Natur sind sie nicht immer an gleichen Standorten mit *Beggiatoa* anzutreffen. Zwar ist von mehreren Forschern eine reichliche Entwicklung der rothen Bakterien in den Schwefelquellen beobachtet worden: so von Meneghini in den Schwefelthermen der Euganeen, von Morren in einer Schwefelquelle bei Ougrée an der Maas, von Fontan und Joly in den Schwefelthermen bei Sales in den Pyrenäen, von Cohn in der Schwefelquelle von Tivoli bei Rom u. s. w.¹⁾ Doch ist ihr Vorkommen in den Schwefelquellen bei Weitem nicht so constant wie das der farblosen. In den von mir untersuchten: Bad Langenbrücken (Baden) und drei Quellen in der Schweiz (beim Thuner See) habe ich sie nicht finden können. Andererseits vermehren sich die rothen Formen in manchen H_2S -haltigen Gewässern sehr reichlich, wo die farblosen Schwefelbakterien nur spärlich vorhanden sind. Obgleich also das Auftreten sowohl jener, als dieser vom H_2S -Gehalte des Substrates abhängig ist, scheinen zum Gedeihen der rothen Formen noch andere Bedingungen erforderlich zu sein.

Sehr charakteristisch und von *Beggiatoa* total abweichend ist ihr Verhalten in Massenculturen. Schon alle Beobachter ohne Ausnahme, die sich mit diesen Organismen befasst haben, bemerkten, dass sie sich an der Lichtseite des Gefässes ansammeln und die ganze dem Fenster zugekehrte Gefässwand mit einer zusammenhängenden lebhaft gefärbten Haut auskleiden. Die farblosen Schwefelbakterien zeigen nichts ähnliches; die mit freier Bewegung ausgestatteten wie die *Beggiatoen* verhalten sich entweder indifferent zum Lichte oder sind lichtscheu²⁾.

Bemerkenswerth ist weiter, dass diese Haut in äusserst stark nach H_2S riechender Flüssigkeit sich bis zum Boden tiefer Gefässe erstreckt und in der Tiefe sogar schöner und dicker ist. Ein solches Verhalten ist wieder nur den rothen Schwefelbakterien eigenthümlich;

¹⁾ Citirt nach Cohn, Unt. üb. Bakterien. II. Beitr. z. Biol. I. 3.

²⁾ Vergl. meine citirte Abhandlung S. 517.

die Beggiatoen können einerseits einen so hohen H_2S -Gehalt wie jene nicht gut ertragen; anderseits halten sie sich, wie ausführlich a. a. O. beschrieben, immer dicht an den sauerstoffreichen Schichten der Flüssigkeit auf, was ihnen möglich macht durch unbedeutende Ortsverschiebungen die nöthigen Mengen von H_2S und O zu finden. Die erwähnte Lagerung der rothen Bakterien in Culturegefässen hatte Cohn zu der Annahme geführt, dass diese Organismen die Fähigkeit besitzen müssen in sauerstofffreiem Wasser sich normal zu entwickeln und zu vermehren. (l. c. 177.) In der That scheint dies auf den ersten Blick wirklich der Fall zu sein, denn es kann zu den in der Tiefe des H_2S -haltigen Wassers lebenden Bakterien von aussen kein Sauerstoff zutreten. Trotzdem ist diese Annahme unzutreffend: die rothe Haut ist, wie die mikroskopische Untersuchung jedes kleinsten Stückchens lehrt, soweit meine Erfahrungen reichen, nie von den rothen Bakterien allein gebildet, sondern sie besteht aus einem dichten Gemenge dieser mit verschiedenen chlorophyll- oder richtiger phycochromhaltigen Organismen. Unter diesen Organismen, welche sich constant in meinen nach H_2S riechenden Infusen massenhaft entwickelten, kommt *Clathrocystis aeruginosa* Henfrey regelmässig vor, ausserdem eine Menge von anderen Formen, für welche ich keinen Namen in der Literatur gefunden habe: Zoogloeen von grünen äusserst kleinen Coccen, Stäbchen, schleimige Knäuel von sehr dünnen Fäden u. s. w. Ich bezeichne sie im Weiteren als „grüne Bakterien“. In dieser Masse von grünen Organismen liegen die rothen Bakterien eingebettet oder schwärmen zwischen ihnen herum. Hält man die Gefässe am Lichte, so können die rothen Bakterien in der nächsten Nachbarschaft der grünen Organismen die nöthigen O - Mengen unzweifelhaft finden¹⁾. Trotzdem ist aber anzunehmen, dass ihr Sauerstoffbedarf ein viel geringerer als der der farblosen Schwefelbakterien sein muss; denn sie können gut wachsen in einer Flüssig-

¹⁾ Obwohl diese mannigfaltigen grünen Organismen neben den rothen Bakterien in H_2S -haltigem Wasser monatelang wachsen, treten nie Schwefelkörnchen in ihren Zellen auf, während jene damit constant überfüllt sind. Das Specifische in der Schwefelbacteriennatur kann nicht schärfer zu Tage treten, als durch dieses so verschiedene Verhalten beider Gruppen von Organismen gegen H_2S . Da in dem mit grünem Farbstoff durchtränkten Plasma immer Sauerstoff im Lichte vorhanden sein muss, anderseits aber die umgebende Flüssigkeit H_2S im Ueberschuss enthält, so sind die Bedingungen einer S-Ausscheidung gegeben; wenn dies dennoch nicht eintritt, so beweist das, dass H_2S überhaupt nicht von den grünen Zellen aufgenommen wird.

keit, welche keine Spur von Sauerstoff gelöst enthält; die O-Moleküle, welche von den winzigen grünen Zellen im Licht entwickelt werden, müssen im Momente ihrer Ausscheidung aufgefangen werden, sonst werden sie sofort bei der Oxydation von H_2S verbraucht.

II. Besonders scharf sind diese Organismen durch den Gehalt an einem eigenthümlichen Farbstoff, welcher von Ray Lankester Bacteriopurpurin benannt worden ist, characterisirt. Sein Spectrum ist von Ray Lankester (l. c.), Warming (l. c.) und Engelmann¹⁾ untersucht. Von seinen chemischen Reactionen giebt nur Ray Lankester an, dass er in Wasser, Alkohol, Chloroform, Ammoniak, Essigsäure, Schwefelsäure unlöslich ist, durch heissen Alkohol in eine braune, durch Chloroform in eine orangebraune Substanz umgewandelt wird. Ich habe diesen Farbstoff mikrochemisch ausführlicher untersucht und gebe im Folgenden einige Ergänzungen und Berichtigungen der erwähnten Angaben, die dazu beitragen können, diesen eigenthümlichen, soviel ich weiss, nur bei diesen Bakterien vorkommenden Farbstoff besser zu characterisiren.

Ein Stück von der rothen Bakterienhaut in ein Schälchen mit absolutem Alkohol gebracht wird sofort entfärbt. Diese Entfärbung scheint eine wirkliche Lösung des Farbstoffes zu sein; man sieht wenigstens die Zellen, wenn man sie beim Auswaschen mit absolutem Alkohol unter dem Mikroskope beobachtet, ganz allmählich ohne Veränderung der Farbennüance ihre Färbung verlieren. In Aether und Chloroform dagegen tritt bei langer Einwirkung nur eine allmähliche Verfärbung ein, wie sie sich auch mehr oder weniger rasch nach Abtödtung der Zellen mit allen möglichen Reagentien, selbst mit destillirtem Wasser zeigt, besonders wenn die todten Zellen der Lufteinwirkung ausgesetzt sind. Die roth-violette Färbung geht in eine bräunliche über und verschwindet, manchmal erst nach Tagen, vollkommen. Durch Erwärmen im Wasser unter Luftzutritt wird die Entfärbung sehr beschleunigt. In einem Uhrgläschen auf dem Wasserbade erwärmt, nehmen die rothen Bakterien nach einigen Minuten eine intensive schöne gold-braune Färbung an. Der rothe Farbstoff bleibt nach kurzem Erwärmen im Centrum grosser Zellen (Chromatiumarten S. Taf. IV) um die Schwefelkörnchen noch stellenweise erhalten. Die Zellen erscheinen dann im optischen Durchschnitt rothgefleckt. Setzt man das Erwärmen etwa 15 Minuten fort, wobei

¹⁾ Bacterium photometricum. Pflügers Archiv, Bd. XXX, 1883.

man noch einige Male nach Abdampfen des Wassers eintrocknen lässt, so werden die Zellen fast farblos oder behalten einen sehr schwachen, schmutzig oliven-grünlichen Ton. Grüne Organismen verändern bei solcher Behandlung bekanntlich ihre Farbe nicht.

Oxydirende Substanzen zerstören den Farbstoff sehr rasch. In verdünnter Salpetersäure verschwindet er sofort, und die Zellen nehmen einen schwachen oliven-grünen Ton an. Sehr verdünntes Bromwasser vernichtet ebenfalls die Färbung momentan, viel rascher als bei den kleinen beigemengten Phycchromaceen.

In Salzsäure (verdünnter und concentrirter) und Essigsäure wird die violett-rothe Farbe roth, orange-roth, endlich braun-roth (wie Eisenoxyd). Nach längerer Einwirkung oder Erwärmen tritt eine Entfärbung ein, die Zellen nehmen den erwähnten oliven-grünen Ton an.

Ammoniak und Kalilauge (verdünnt und concentrirt) bewirken zunächst gar keine Farbenveränderung. Erst allmählich verfärben sich die Zellen und nehmen einen undefinirbaren schmutzigen Ton an.

Die Wirkung von concentrirter Schwefelsäure ist am Besten geeignet diesen Farbstoff zu characterisiren. Lässt man ein Stück Häutchen auf dem Objectträger etwas eintrocknen und setzt dann einen Tropfen concentrirter H_2SO_4 zu, so wird sofort eine intensive Bläuung bemerkbar. Wenn man die Einwirkung unter dem Mikroskope beobachtet, so sieht man folgenden Farbenwechsel binnen etwa einer Minute eintreten: die Zellen werden sofort dunkler, dann violett, indigo-violett, indigo, endlich himmelblau. Nach einigen bis 10 Stunden verwandelt sich die blaue Färbung in eine grünliche und wird dann bräunlich-grün. Manchmal sieht man die blaue Substanz in körnigen Netzen sich zwischen den aufgequollenen, halb desorganisirten Zellen ansammeln; nach 24 Stunden habe ich öfter an Stelle dieser Netze grosse eckige Körner, in welche sich jene wahrscheinlich verwandelt haben, gefunden; auch diese Körner werden bald bräunlich. Verdünnte Schwefelsäure ruft die beschriebene Reaction entweder gar nicht oder in sehr schwachem Grade hervor.

Diese Reactionen habe ich an sämmtlichen mir bekannten rothen Schwefelbakterien durchgemacht und mich überzeugen können, dass bei allen der Farbstoff in ähnlicher Weise sich verhält. Die Wirkung konnte ohne Schwierigkeit genau verglichen werden, da man nicht selten in einem Stückchen der rothen Haut viele Formen vertreten findet. Dadurch ist es definitiv bewiesen, dass alle diese Bakterien den nämlichen Körper als Pigment enthalten. Das konnte aus den bisherigen Untersuchungen, namentlich aus

spectroskopischen, nicht mit voller Sicherheit geschlossen werden, da den Beobachtern nicht an dem strengen Auseinanderhalten der einzelnen Formen gelegen war und die spectroskopischen Untersuchungen an einem Gemenge von verschiedenen Formen ausgeführt wurden; die erhaltenen Spectra könnten also möglicherweise nur die Summe optischer Wirkungen von verschiedenen Pigmenten vorstellen. Diese Vermuthung war um so mehr berechtigt, als die betreffenden Bacterien in sehr verschiedenen Nüancen gefärbt erscheinen.

III. Ein Blick auf die Taf. II—IV lehrt einige wenige der am häufigsten vorkommenden Farbennüancen kennen. Die ganze Mannigfaltigkeit der diesen Bacterien eigenen Färbungen konnte aber auch nicht annähernd erschöpfend dargestellt werden: rein violett, purpurn, pfirsichblüthroth, hyacinthroth, rosa, orange, weinroth, braunroth, braun — alle diese Färbungen kommen bei verschiedenen von diesen Bacterien unter verschiedenen Bedingungen vor. Man überzeugt sich weiter, dass eine und dieselbe Form je nach den Culturbedingungen ihre Färbung verändern kann¹⁾. Zu diesen Beobachtungen eignen sich besonders die Chromatien (*Monas Okenii*, *Monas vinosa* Cohn), wegen ihrer Grösse und intensivster Färbung. Ich benutzte deshalb diese Organismen, um die Bedingungen zu untersuchen, welche das Auftreten des einen oder des anderen Farbentons beeinflussen können. Unter günstigen Bedingungen, bei genügendem H_2S -Gehalt der Flüssigkeit in Massenculturen, sowie in Objectträgerculturen, wenn die Chromatien im lebhaften Wachsthum begriffen sind, zeigen sie eine sehr gesättigte roth-violette Färbung (wie die auf Taf. IV dargestellte). Sobald sie aber infolge des schwächeren H_2S -Gehaltes des Wassers vor Luftzutritt nicht genügend geschützt sind, beginnt die Verfärbung. So in Massenculturen, welche infolge des Aufhörens der Zersetzungsprocesse oder der reichlichen Entwicklung von grünen Organismen (und der damit verbundenen O-Ausscheidung im Lichte) allmählich schwächer H_2S -haltig geworden sind. Die Verfärbung in Objectträgerculturen unter Ausschluss von H_2S , aber sonst nachgewiesenermassen zusagenden Bedingungen, geht folgendermassen vor sich: die violett-rothe Färbung geht in eine etwa hyacinthrothe oder carminrothe über, wird dann heller, rosa oder orange und nimmt allmählich einen immer mehr ausgesprochenen röthlich-braunen und

¹⁾ Dadurch erklärt es sich, dass die nämlichen Arten in Bezug auf ihre Farbe von verschiedenen Forschern verschieden beschrieben und abgebildet worden sind.

braunen Ton an. In dicken Schichten sehen die Bakterien dann weinroth, etwa wie dunkler Portwein aus. Mit der weiter gehenden Verfärbung tritt auch der Tod bei ihnen ein.

Den allmählichen Umschlag der lebhaften pfirsichblüthrothen Färbung der Bakterienüberzüge in eine braun-rothe in alt gewordenen Massenculturen haben Cohn, Warming, Ray Lankester wie auch ich constant beobachtet; die Erscheinung ist unzweifelhaft auf die allmähliche Verarmung der Flüssigkeit an H_2S und gesteigerten Luftzutritt zurückzuführen. Auch hier geht die Verfärbung schliesslich bis zu demselben schmutzig grünlichen Ton weiter, den man bei HNO_3 -Einwirkung erhält.

Alle diese Beobachtungen weisen darauf hin, dass der in Frage stehende Farbstoff ein leicht oxydabler Körper ist, der in den Zellen nur unter Luftabschluss oder der Gegenwart von reducirenden Substanzen, wie Schwefelwasserstoff, gebildet und erhalten werden kann.

Eine andere Reihe von Beobachtungen hat mir weiter gezeigt, dass die rothen Bakterien bedeutend intensiver gefärbt werden, wenn man sie unter Zusatz von Schwefeleisen cultivirt. In parallelen Culturen von demselben Material mit und ohne FeS tritt das sehr schlagend hervor. In den ersten zeigten die Chromatien eine sehr gesättigte Färbung, die zwischen rein violett und roth-violett variirte. Beim Auswaschen mit stark H_2S -haltigen Flüssigkeiten nahmen hier die Zellen einen eigenthümlichen grau-violetten, oder stahl-grauen Farbenton an, der einen Stich ins Violette zeigt. In den FeS -freien Culturen wurde dagegen die Färbung allmählich heller und ging in blass-rosa über. — Diese Beobachtung hat mich zu der Vermuthung geführt, dass der Farbstoff eisenhaltig ist, und ich versuchte eine Aschenanalyse desselben zu machen. Leider war es nicht durchführbar, da der Farbstoff nicht in der dazu nöthigen Menge rein zu gewinnen war. Ich beschränkte mich auf die Bestimmung von Eisen und auch Mangan in der Asche der rothen Häute. Der Gehalt an diesen Metallen erwies sich als auffallend gross; auf das Gewicht der bei 100° getrockneten Bakterien bezogen betrug die Menge von Eisenoxyd 3,70 % (entsprechend 3,31 % Eisenoxydul), die von Manganoxyduloxyd 2,37 %. Ich muss aber bemerken, dass ich zu der Analyse nur alte, roth-braun gewordene Häutchen verwenden konnte, wo die Zellen möglicherweise schon bedeutende Verluste an organischer Substanz erlitten haben konnten; daher fällt der procentische Gehalt an Aschensubstanzen vielleicht zu hoch aus.

Im Obigen ist also bewiesen, dass die Färbung der rothen Bakterien von den Culturbedingungen abhängt, und wahrscheinlich gemacht, dass der Farbenwechsel durch die Oxydation und Reduction desselben Pigments bedingt wird. Es darf aber daraus nicht geschlossen werden, dass alle rothen Bakterien unter den gleichen Bedingungen denselben Farbenton oder beim Wechsel der Vegetationsbedingungen eine Farbenveränderung in gleichem Sinne zeigen. Vielmehr kann jede Form bezüglich ihrer Färbung zwischen bestimmten, ihr eigenthümlichen Grenzen variiren. Ob dies darauf beruht, dass dem Bacteriopurpurin bei verschiedenen Formen andere Pigmente beigemischt sind, oder ob die Ursache anderswo zu suchen ist, konnte bei der Schwierigkeit, beliebige zur Untersuchung nöthige Mengen jeder Form sich zu verschaffen, nicht ermittelt werden. Es könnte ja eine abweichende Nüance auch durch verschiedene andere Umstände ausser dem angedeuteten bewirkt werden: so durch relativ grösseren oder kleineren Gehalt an Farbstoff, die Grösse und Gruppierung der Individuen (letzteres bei den in Familien lebenden), durch die eigenthümliche Lichtbrechung des Inhaltes, unzweifelhaft auch durch die Menge, Grösse und Vertheilung der Schwefelkörnchen. — Wenn wir jetzt das über die Färbung dieser Organismen Gesagte auf ihre Morphologie anwenden wollen, so entsteht die Frage, ob die Farbenüance der Zellen einer gewissen Form als Speciesmerkmal verwerthet werden kann. Die Frage wird von den meisten Autoren negativ beantwortet. Doch mit Unrecht. Der Farbenwechsel für jede der weiterhin mit Gattungsnamen belegten Formen bewegt sich, wie oben schon gesagt, in bestimmten Grenzen, welche, wie man sich durch lange Cultur unter verschiedenen Bedingungen überzeugt, ziemlich constant bleiben. Es können z. B. die Thiothecezellen (Taf. III, Fig. 9 bis 12), so ähnlich sie gewissen Chromatien (Taf. IV, Fig. 1 bis 7) in Form und Grösse sind, nie eine auch nur annähernd so intensive Färbung annehmen wie diese; obgleich ihre auf der Tafel dargestellte violette Färbung in eine schwach rosa, mehr bläuliche sogar schmutzig grünliche übergehen kann. Die Thiodictyonarten sind immer so schwach, wie in der Fig. 13 bis 17 (Taf. III) gefärbt u. s. w. Weitere Beispiele werden bei der morphologischen Beschreibung viele angegeben.

IV. Es war interessant die angeführten physiologischen Eigenthümlichkeiten dieser Organismen experimentell zu untersuchen, um wenigstens passende Culturbedingungen zu finden und gutes Wachstum in mikroskopischen Culturen bei entwicklungsgeschichtlichen

Beobachtungen regelmässig erzielen zu können. Dies war um so dringender geboten, als es mir lange Zeit nicht gelingen wollte, die rothen Bakterien bei der Objectträgercultur dauernd in gutem Zustande zu erhalten. Zwar blieben sie, nachdem ich schon H_2S -haltiges Wasser als Culturflüssigkeit zu gebrauchen anfang, 2 bis 3 Wochen vollkommen gesund und wuchsen gut; dann aber gingen sie allmählich zu Grunde, ohne dass ich die Ursache anzugeben wusste. Ueberhaupt war ihr ganzes Verhalten unter den bekannten Bedingungen der mikroskopischen Cultur so launisch, dass eine regelmässige Beobachtung der Entwicklung nach dem in dieser Untersuchung üblichen Verfahren der andauernden continuirlichen Beobachtung einzelner Individuen zur Sache der Unmöglichkeit wurde. Die Versuche stellte ich mit mikroskopischen Culturen in derselben Weise an, wie schon in meinem citirten Aufsatz beschrieben. Als Versuchsobjecte haben mir hauptsächlich die Chromatiumarten gedient. Leider konnte ich diese Beobachtungen nicht soweit fortsetzen, dass ich einen befriedigenden Einblick in die Ernährungsverhältnisse dieser Organismen gewann. Gerade die interessanteste Frage, nämlich die über die Bedeutung des Bacteriopurpurin für das Leben dieser Organismen, blieb vollständig räthselhaft. Doch sind meine Ergebnisse vielleicht nicht ganz ohne Interesse, wenigstens für diejenigen, welche diese so träge wachsenden und schwer cultivirbaren Organismen in mikroskopischen Culturen beobachten wollen.

Ich richtete besonders mein Augenmerk auf den Sauerstoff- und Schwefelwasserstoffbedarf dieser Bakterien, auf ihre Ernährung mit organischen Substanzen; weiter noch auf die Frage, ob die die Pigmentbildung so begünstigende Wirkung von FeS auch der Entwicklung unserer Bakterien förderlich ist.

Was zunächst ihren Sauerstoffbedarf betrifft, so wurde schon erwähnt, dass sie in so gut wie sauerstofffreien Flüssigkeiten leben können. In dem Culturtropfen unter dem Deckglase ist ihr ganzes Verhalten dem der anaërobiotischen Bakterien sehr ähnlich. Sie halten sich stets im Centrum des Tropfens auf. Die beweglichen Formen begeben sich nie oder äusserst selten in die Peripherie des Tropfens. Selbst ausserordentlich lichtempfindliche Formen, wie die Chromatien, die sich bei einseitig einfallender Beleuchtung stets an die helle Stelle bewegen und sich dort in dichten Massen ansammeln¹⁾, können doch nicht einmal durch dieses Reizmittel veranlasst werden,

¹⁾ Vgl. die Morphologie der Chromatien.

in die äusserste Randzone des Culturtropfens einzudringen; in einer Entfernung von mehr als 1 mm vom Deckglasrande hört die Ansammlung wie abgeschnitten auf. Auch in stark H_2S -haltigem, also O-freiem Wasser, suchen die rothen Bakterien nicht die äussersten Regionen des Tropfens auf. Ein solches Verhalten ist um so merkwürdiger, als sie bei Sauerstoffmangel weder ihren Schwefel zu lösen, noch zu wachsen im Stande sind. Sorgt man aber für genügende Ventilation des Tropfens, indem man abwechselnd mit H_2S -haltigem und H_2S -freiem, mit Luft geschütteltem Wasser auswäscht, so tritt nur eine bedeutende Verschlimmerung im Zustande der Culturen auf. Der geringste Ueberschuss von Sauerstoff wirkt unzweifelhaft schädigend. Die Hauptschwierigkeit, welche den mikroskopischen Culturversuchen im Wege stand, war demnach die Zuführung von Sauerstoff in der richtigen Menge.

Es ist mir dann der Gedanke gekommen, die Bedingungen, unter welchen diese Bakterien in Massenculturen gut gedeihen, nachzuahmen und eine Menge von grünen Bakterien in die Culturtropfen einzuführen. Diese Organismen sind so klein und wachsen in so durchsichtigen gallertreichen Zoogloeen, dass sie die mikroskopische Beobachtung gar nicht stören; sie wachsen auch im Tropfen gut und werden durch das Auswaschen in kleine Nester vertheilt, welche, da sie am Glase gut haften, vom Wasserstrom nicht entfernt werden. Die Wirkung dieses Zusatzes war eine ausserordentlich günstige. Die Chromatien sammelten sich nun bald um die grünen Zoogloeen und betteten sich in dieselben ein, bald bewegten sie sich in die zoogloeafreien Gebiete des Tropfens. Dieses Ansammeln in und um die Häufchen von grünen Bakterien in dichter Berührung mit diesen trat manchmal ganz auffallend hervor. Besonders schön habe ich es bei der Cultur einer kleinen Chromatiumform — *Chromatium vinosum* (*Monas vinosa* Cohn) beobachtet: waren die grünen Bakterien in zahllosen kleinen Häufchen im Tropfen vertheilt, so sass manchmal bei jedem ausnahmslos eine kleine Gruppe von Chromatien, während die Zwischenräume vollständig frei blieben. Thatsache ist, dass in solchen Culturen mit Beimengung von grünen Bakterien, die rothen Organismen vollkommen befriedigend gedeihen, und dass die Cultur von wenigen Exemplaren ausgehend, monatelang fortgesetzt werden konnte. Dabei ging die Schwefeloxydation energisch in der diesen Organismen eigenen Weise von Statten. Offenbar genügte ihnen die kleine Menge von Sauerstoff, welche von den winzigen Zellchen bei der Beleuchtung eines Wintertages (November-März) ausgeschieden wurde.

Die rothen Schwefelbakterien bilden, wie aus dem Gesagten hervorgeht, einen sehr merkwürdigen Fall von Organismen, denen der Sauerstoff unentbehrlich ist, die sich aber trotzdem fast wie anaërobiotische Wesen verhalten, da sie nur äusserst geringe Sauerstoffspannungen gut ertragen können.¹⁾ — Doch kommen auch in Bezug auf den Sauerstoffbedarf verschiedene Gradationen zwischen ihnen vor. Es giebt auch Formen, die in Massenculturen sich nahe an der Oberfläche des Wassers, wie die Beggiatoen, ansammeln und wahrscheinlich in ähnlicher Weise wie diese sich gegen Sauerstoff verhalten.

Die rothen Bakterien können nicht nur einen viel höheren Gehalt an H_2S ertragen, als die Beggiatoen, sondern bedürfen ihn sogar zu ihrem Gedeihen.²⁾ Ich benutzte zu ihrer mikroskopischen Cultur ziemlich stark nach H_2S riechendes Wasser; etwa 30 Blasen von reinem H_2S (aus CaS bereitet) auf 10 cc Wasser. Eine giftige Wirkung von sehr concentrirter H_2S -Lösung auf die rothen Bakterien habe ich nicht beobachten können. Gesättigtes H_2S -Wasser, welches die Beggiatoen fast momentan tödtet, scheint jenen gar nicht schädlich zu sein: *Chromatium Okenii* ein paar Tage mit diesem Wasser ausgewaschen, blieb vollkommen gesund und bewegte sich ganz munter. Ob ein so hoher H_2S -Gehalt auf die Dauer nicht schädlich sein kann, habe

¹⁾ Dass Organismen, bei welchen Oxydationsprocesse so überwiegend sind wie die Schwefelbakterien, auf so geringe Sauerstoffspannungen gestimmt seien, scheint mir ein sehr sonderbarer Fall zu sein. Infolge ihres geringen Sauerstoffbedarfes sind sie befähigt, in der Tiefe von stark H_2S -haltigem Wasser zu leben und H_2S zu oxydiren, wo er den farblosen Schwefelbakterien nicht zugänglich sein kann. Andererseits ist es aber unklar, wie die ihnen zur Verfügung stehende spärliche Menge Sauerstoff zu einer so bedeutenden Oxydationsthätigkeit, wie sie ihnen zukommt, ausreichen kann. Da sie dabei, soviel man urtheilen kann, nicht weniger Schwefel oxydiren, als die farblosen Schwefelbakterien, welche in sauerstoffreicheren Medien zu leben pflegen, so wird man zu der Vermuthung geführt, dass die rothen Bakterien viel begieriger als jene Sauerstoff aufnehmen und diesen rascher auf den aufgespeicherten Schwefel übertragen. — Unklar bleibt freilich in diesen Verhältnissen noch vieles.

²⁾ Es ist allgemein zu beobachten, dass, wenn die Flüssigkeit in den Culturgefässen schwächer H_2S -haltig wird, sofort die rothen Häute immer mehr zurück treten, bis sie fast verschwunden sind. Dann beginnt die Beggiatoa sich rasch zu vermehren, überzieht zuerst verschiedene in höheren Schichten des Wassers befindliche Gegenstände, zieht sich dann immer tiefer zurück, bis sie den schwarzen Detritus am Boden des Gefässes mit einer dichten Haut bedeckt; diese Haut erhält sich dann jahrelang, ohne Erneuerung des Wassers, ohne Zusatz von Gyps u. s. w. In den oberen Schichten der Flüssigkeit ist dann kein SH_2 -Geruch mehr erkennbar, da der ganze, aus dem schwarzen Schlamm sich entwickelnde, H_2S von der Beggiatoadecke oxydirt wird.

ich nicht weiter untersucht. Wenn man das oben über die schädliche Einwirkung der Luft Gesagte in Betracht zieht, so erscheint der H_2S in zweifacher Hinsicht von Bedeutung für die rothen Bakterien: erstens, wird er als Nährstoff aufgenommen, zweitens, wird die Diffusion von Luft durch seine Anwesenheit verhindert, und die Flüssigkeit bleibt bei genügendem Gehalte vollkommen sauerstofffrei.

Was die Ernährung dieser Organismen mit organischen Substanzen anbetrifft, so können sie mit ganz geringen Mengen derselben fortkommen. Als Culturflüssigkeit gebrauchte ich das Strassburger Brunnenwasser¹⁾, dem ich 0,005—0,01% buttersauren Kalk zusetzte. Statt dieses gab ich manchmal gleiche Mengen von ameisensaurem Kalk oder essigsaurem Natron zu. Die Bakterien schienen mir bei allen diesen Zusätzen gleich gut zu wachsen. Ich probirte auch bessere Nährstoffe — Pepton und Fleischextrakt in sehr grosser Verdünnung: etwa ein paar Tropfen einer 1%-Peptonlösung auf 10 cc Wasser oder eine Fleischextraktlösung, die kaum mehr gelblich erschien. Ich konnte aber absolut keine günstige Wirkung dieser Stoffe auf das Wachsthum bemerken.

Es bleiben mir nun noch die merkwürdigen Beobachtungen kurz zu erwähnen, welche sich auf die ausserordentlich wachsthum-befördernde Wirkung von Eisen- und Mangansalzen beziehen. Ich enthalte mich hier jedes Versuches einer Erklärung dieser merkwürdigen Thatsache. Setzte ich zu der Culturflüssigkeit ein wenig einer Lösung von MnCO_3 in kohlensäurehaltigem Wasser, so war ich über das rasche Wachsthum meiner Bakterien geradezu erstaunt. Die Aufspeicherung und Auflösung von Schwefel ging so energisch vor sich, dass die Massen von rothen Organismen ganz von grossen Gypskrystallen und Drusen durchsetzt waren, wie sie auch überall im Tropfen in schönster Ausbildung zerstreut lagen. Die eingestellten, seit Wochen bekannten Exemplare, welche nur ausserordentlich träge wuchsen, oder zum Theil auf einer bestimmten Entwicklungsstufe stehen geblieben waren, machten in kurzer Zeit vor meinen Augen ihren Entwicklungsgang wieder und wieder durch. Es wurden Schwärmer, schwärmende und bewegliche Familien u. s. w. gebildet, wovon ich früher nichts ahnte. Die Zellen waren strotzend mit Inhalt

¹⁾ Dieses Wasser enthält, nach seiner Oxydirbarkeit mit Chamaeleon-Lösung zu urtheilen, nur äusserst geringe Spuren von organischer Substanz: 100 000 Theile erfordern nur 0,03 Permanganat oder 0,008 Sauerstoff; es ist in dieser Hinsicht also kaum von destillirtem Wasser verschieden.

angefüllt, homogen glänzend, sehr intensiv gefärbt etc. etc. — Die günstige Wirkung von Schwefeleisen habe ich an verschiedenen Chromatien beobachtet. Ich machte zwei Reihen von je vier mikroskopischen Culturen von *Chromatium Okenii*. Es wurde ein besonders reines Material (unter Zusatz von grünen Bakterien) dazu angewandt. Jedesmal wurde in zwei Culturen eine sehr verdünnte Lösung von FeCO_3 und darauf H_2S -Wasser zugesetzt; der dadurch entstandene feine Niederschlag von FeS setzte sich als zartes Netz auf den Objectträger ab und blieb darauf hängen. Die zwei übrigen Culturen blieben ohne Eisenzusatz. In den FeS -Culturen wurden die Chromatien viel lebhafter gefärbt und vermehrten sich unvergleichlich schneller. Alle vier FeS -freien blieben bedeutend zurück; zwei davon gingen nach zwei Wochen zu Grunde. — Ob FeS in ähnlicher Weise wie bei Chromatien auf das Wachsthum anderer rother Formen günstig wirkt, habe ich nicht untersucht.

Ueber die Bewegungen der rothen Bakterien und den Einfluss des Lichtes auf dieselben wird weiter bei der Besprechung der *Chromatium*-arten berichtet werden, welche die grösste Beweglichkeit besitzen. Die übrigen sind nur in gewissen Entwicklungsstadien oder unter dem Einflusse von besonderen, schwer zu ermittelnden Bedingungen, aber immer nur verhältnissmässig kurze Zeit und ziemlich träge, beweglich.

Nachdem meine Untersuchungen über die rothen Schwefelbakterien schon dem Abschlusse nahe waren, erhielt ich Anfang März d. J. vom Dr. Th. W. Engelmann eine kurze Mittheilung „Ueber Bacteriopurpurin und seine physiologische Bedeutung“. ¹⁾ Der Besprechung der neuesten Resultate von Engelmann muss ich die seiner älteren Untersuchung über die rothen Bakterien vorausschicken. Im Jahre 1883 veröffentlichte Engelmann eine Abhandlung ²⁾ über eine röthlich gefärbte Bacterie, welche er nach ihrem merkwürdigen Verhalten zum Lichte *Bacterium photometricum* nannte. Nach den beigegebenen Abbildungen und der Beschreibung erkannte ich in den von Engelmann unter diesem Namen zusammengefassten Formen eine Anzahl von rothen Monaden, welche früher von verschiedenen Autoren schon beschrieben worden sind; die grössere Form, deren

¹⁾ Sep. Abdr. aus d. Archiv f. d. ges. Phys. von Pflüger. Bd. XLII.

²⁾ Archiv f. d. ges. Phys. von Pflüger. Bd. XXX.

Masse Engelmann angiebt, ist sicher mit *Monas vinosa* Cohn (weiter als *Chromatium vinosum* angeführt), die kleinste mit der weiter als *Chromatium minutissimum* beschriebenen, identisch. Die Untersuchung hatte hauptsächlich den Zweck, die Ursachen, welche die Bewegungen dieser Bakterien hervorrufen und beeinflussen, zu ermitteln; die hierauf bezüglichen Angaben von Engelmann finden unten zusammen mit meinen Beobachtungen über die Bewegungen der Chromatien Erwähnung. Hier will ich nur seine Versuche, welche sich auf die Bedeutung des Bacteriopurpurin beziehen, anführen.

Engelmann stellte sich die Frage, ob dem rothen Farbstoff eine assimilatorische Wirkung zukommt. Nach seiner bekannten Bakterienmethode brachte er *Bacterium termo* zusammen mit *Bacterium photometricum* und beobachtete, ob im Lichte, in einem zugekitteten Tropfen, die Bewegungen der Fäulnisbakterien fortdauern. Wäre dies der Fall, so müsste man auf eine Sauerstoffausscheidung von Seiten des *Bacterium photometricum* schliessen. Indessen kamen die Fäulnisbakterien schon nach 5 bis 10 Minuten zur Ruhe. „Inzwischen“, fährt Engelmann fort, „war vielleicht die Sauerstoffmenge, welche von den doch immerhin nur in mässiger Zahl und also in ziemlich grossen Zwischenräumen herumschwimmenden Exemplaren von *Bacterium photometricum* entwickelt ward, zu klein, um deutliche Wirkung hervorzubringen. Es wurden deshalb . . . durch locale intensive Beleuchtung des Tropfens im Dunkelkasten, viele Tausende der zerstreuten Exemplare auf einem kaum 0,1 mm Durchmesser haltenden Raum eingefangen. Hier hätte sich nun eine etwaige minimale O-Entwicklung im Licht offenbar am leichtesten verrathen müssen. Aber auch unter diesen Umständen war es, selbst bei der stärksten überhaupt zulässigen Beleuchtung nicht möglich, die im nächsten Umkreis der Bakterienfalle befindlichen, eben zur Ruhe gekommenen Fäulnisbakterien, in unzweifelhaft selbständige Bewegung oder gar, wie zu erwarten gewesen wäre, zur Ansammlung zu bringen, wie um eine Luftblase oder um eine grüne Zelle. Auch als ich dieselben Versuche mit *Spirillum* wiederholte, welche, wie früher gezeigt, ein noch sehr viel empfindlicheres Reagens auf Sauerstoff sind als die gewöhnlichen *Bacterium termo*, bekam ich nur negative Resultate“. Man kann also „mit ziemlicher Gewissheit behaupten, dass *Bacterium photometricum* überhaupt nicht im Stande ist im Licht Sauerstoff auszuscheiden. Sein Farbstoff ist demnach wie in optischer, so in physiologischer Hinsicht von Chromophyll wesentlich verschieden“ (l. c. S. 105.)

Wie man sieht, ist Engelmann in dieser Frage zu einem ganz bestimmten Resultate gekommen, welches mit den meinigen im Einklange steht. Wie oben schon dargethan, sind die rothen Bakterien nur dann im Stande zu wachsen und Schwefel zu oxydiren, wenn sie die grünen Bakterien als Bezugsquelle für Sauerstoff haben; wären sie befähigt selbst Sauerstoff im Lichte auszuschcheiden, so müssten sie sich vollkommen unabhängig von irgend einer Sauerstoffzufuhr von Aussen zeigen. Die Frage durch directe Versuche zu entscheiden sah ich absolut keine sichere Methode; da es unmöglich ist von grünen Organismen freies Material in ausreichender Menge sich heranzuzüchten; auch die kleinsten Mengen, welche man in eine mikroskopische Cultur einführt, sind nie frei von diesen winzigen grünen Bakterien.

Die neuesten Angaben von Engelmann stehen nun zu diesen älteren im schroffsten Gegensatze. „Was mir früher“, erklärt Engelmann, „mit ungenügendem Material nicht gelang, glückte jetzt: der Nachweis, dass die Purpurbakterien im Licht Sauerstoff ausscheiden“. „Bacteriopurpurin ist also ein echtes Chromophyll“. Ohne diese neuen Resultate bestimmt in Abrede zu stellen (da ich meinerseits keine directen Versuche über die Frage gemacht habe), glaube ich mit Sicherheit behaupten zu können, dass die zu Gunsten oder Ungunsten der Sauerstoffausscheidung bei diesen Organismen sprechenden Erscheinungen sehr wenig deutlich sein mussten, wenn Engelmann nach einer und derselben Methode mit denselben Organismen zu verschiedenen Zeiten direct entgegengesetzte Resultate erhalten konnte. Jedenfalls genügen diese Angaben nicht, um die auffallende und unerwartete Behauptung, dass ein optisch und auch chemisch von allen Chromophyllen so abweichender Farbstoff assimilatorisch wirke, sicher zu stellen. Die günstige Wirkung des Lichtes auf die Entwicklung der rothen Bakterien, welche Engelmann betont, kann in meinen obigen Auseinandersetzungen ihre Erklärung finden. Ich sehe also bis auf Weiteres keinen Grund, meine oben angeführten Auffassungen über die Lebensweise und Ernährung der rothen Schwefelbakterien in irgend welcher Weise zu ändern.

Zur Morphologie.

Ich wende mich jetzt zu der Morphologie der rothen Schwefelbakterien. Der Beschreibung der einzelnen Formen möchte ich an dieser Stelle noch einige allgemeine Bemerkungen vorausschicken.

Eine Reihe von hierher gehörigen Formen hielt Ray Lankester für Entwicklungsstadien von *Bacterium rubescens*, Zopf für Wuchsformen von *Beggiatoa roseo-persicina*. Den genetischen Zusammenhang dieser Formen, welcher von Ray Lankester vermuthet worden ist, glaubt Zopf durch directe Beobachtungen als Thatsache sicher gestellt zu haben. Seine *Beggiatoa roseo-persicina*, welche auch in fädiger Form (*Leptothrix*form) wie *Beggiatoa alba* auftreten und dieselben Entwicklungszustände, wie sie von ihm dieser zugeschrieben werden, zeigen soll, soll dazu noch eine ganz ausserordentliche Mannigfaltigkeit in der Zoogloeebildung besitzen. Die ganze Reihe der von Cohn und Warming beschriebenen *Monas*-, *Rhabdomonas*-, *Ophidomonas*arten sollen Coccen, Stäbchen, Spiralformen dieser Art sein; die *Clathrocystis roseo-persicina* Cohn ist eine ihrer vielen Zoogloeaformen. Eine Reihe anderer Zoogloeen, welche Zopf auf seiner Taf. V abbildet, sind, so viel ich weiss, bis jetzt als selbständige Arten nicht oder ungenügend unterschieden worden. Bezüglich weiterer Einzelheiten der Zopf'schen Darstellung, muss ich auf sein bekanntes Werk verweisen. Nur eine kritische Bemerkung will ich an dieser Stelle mir erlauben: von mikroskopischen Culturversuchen führt Zopf nur einige an, in denen Gruppen von Coccen nach 3, resp. 8 tägiger Cultur grösser geworden sind resp. sich zu Stäbchen gestreckt haben. Das musste selbstverständlich geschehen, wenn die Coccen überhaupt wuchsen, denn man kann sich schwerlich einen Coccus vorstellen, der vor der Zweitheilung nicht zu seiner doppelten Grösse anwächst oder zu einem Stäbchen sich streckt. Zopf aber erblickt darin eine Umwandlung einer Wuchsform in eine andere und meint weiter: „strecken sich solche kurze Stabformen mehr und mehr, so erhält man längere Stäbe oder, wenn man will, kurze Fäden. Von diesen zu den längeren Fäden der *Beggiatoa* ist offenbar nur ein Schritt“. (S. 33.) Weitere directe Beobachtungen über die Umwandlungen dieser Unzahl von Wuchsformen in einander werden nicht angegeben; der ganze complicirte Entwicklungsgang scheint somit nur aus dem Vergleiche verschiedener, gesellig vorkommender Formen, combinirt zu sein.

In der That führt die directe Beobachtung zu ganz anderen Resultaten. Vor Allem muss ich jeden morphologischen Zusammenhang der oben erwähnten Formen mit einer rothen fädigen Form ganz bestimmt in Abrede stellen. Weder nach der Beschreibung, noch den Abbildungen ist mir ganz klar geworden, was Zopf eigentlich unter *Beggiatoa roseo-persicina* oder vielmehr deren

Leptothrixzustand versteht. Eine roth gefärbte Beggiatoa habe ich, obgleich ich seit zwei Jahren Schwefelbakterien cultivire, und sehr reiches Material von verschiedenen Orten¹⁾ untersucht habe, nie angetroffen. Auch in der sehr vollständigen und sorgfältigen Warming'schen Beschreibung der an der dänischen Küste, dem reichsten Fundorte dieser Bakterien, vorkommenden Formen ist eine roth gefärbte Beggiatoa nicht angeführt. Was Zopf unter Beggiatoa roseo-persicina meint, ist, wenn ich nicht irre, ein den Chromatiumarten verwandter Organismus, auf welchen ich weiter unten zu sprechen komme. Er tritt nicht in so mannigfaltigen Entwicklungszuständen auf, wie es Zopf für seine Beggiatoa roseo-persicina annimmt.

Die Schwierigkeiten, welche sich dem Beobachter bei einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung dieser Organismen entgegenstellen, sind sehr erheblich. Wie schon früher gesagt, erscheinen dieselben fast immer gesellig, wo die ihnen günstigen Bedingungen gegeben sind. In Form einer zusammenhängenden Haut überziehen sie in Gemeinschaft mit verschiedenen Chroococcaceen die Lichtseite der Culturegefässe. Untersucht man ein Stückchen von dieser rothen Haut, so findet man manchmal eine wahrhaft sinnverwirrende Mannigfaltigkeit der Formen: Coccen, Stäbchen, gekrümmte Formen aller möglichen Gestalt und Grösse, zum Theil zu verschiedenartig gestalteten Zoogloeen gruppirt, findet man neben und durcheinander in einem so innigen Gemenge, wie es bei einem gemeinsamen Ursprung aller dieser Zellchen nicht inniger sein könnte. Hier sieht man eine grosse Zelle oder eine Gruppe solcher zwischen ganz winzigen eingeklemmt, dort runde Individuen von schlanken spindelförmigen Stäbchen umgeben u. s. w. Um die Zoogloeamassen sieht man schwärmende Zellchen von mannigfaltiger Grösse, von den winzigsten, wie ein Schwefelkörnchen aussehenden Coccen, bis zu den stattlichen Chromatium-Formen. Alles dies, zusammen mit dem Umstande, dass sie alle ähnliche Farbennüancen haben und Körnchen enthalten, legt die Vermuthung ihrer Zusammengehörigkeit sehr nahe. Hält man es für zulässig aus dem gemeinsamen Vorkommen, den Lagerungsverhältnissen, dem Vorhandensein von „Uebergangsformen“

¹⁾ Von Dr. Büsgen in Jena erhielt ich drei Mal prächtiges Material von diesen Bakterien aus der Umgebung von Jena und ein Mal von Dr. Elfving aus Kopenhagen durch Vermittelung von Prof. de Bary. Diesen Herren muss ich meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

und ähnlichem Schlüsse auf die genetischen Beziehungen verschiedener Formen zu ziehen, so wird die Frage nach dem genetischen Zusammenhang der betreffenden Bacterienformen sofort, bei blosser Betrachtung eines Hautstückchens im positiven Sinne entschieden. Für die Anhänger der pleomorphischen Anschauungen sind die Culturen dieser Bacterien ein ausgesuchter Fall. — Wollte man andererseits vom entgegengesetzten Standpunkte ausgehend, Genera und Species nur nach der Form und Grösse der Zellen unterscheiden, so würde man, selbst wenn diese langwierige, durch die Existenz von vielen „Uebergangsformen“ sehr erschwerte Arbeit sich vollständig ausführen liesse, doch zu keiner richtigen Vorstellung über die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Organismen gelangen können, wie aus der weiteren Darstellung erhellen wird.

Nur die lückenlose Verfolgung der Entwicklungsvorgänge in mikroskopischen Culturen kann hier (wie überhaupt bei niederen Organismen) Licht in diese verwickelten Verhältnisse bringen. Ich habe mir demnach zur Aufgabe gemacht, einige Formen möglichst lange in mikroskopischen Culturen unter meinen Augen wachsen zu lassen und nur die direct beobachteten Entwicklungsvorgänge als für eine bestimmte Form charakteristisch anzunehmen. Einer sauberen, langen Beobachtung von Einzelformen in mikroskopischen Culturen scheinen von Anfang an unüberwindliche Schwierigkeiten im Wege zu stehen, da fast immer ein sehr gemischtes Material zu Gebote steht, und die Isolirung von Einzelformen Sache der Unmöglichkeit ist. Eine solche Isolirung ist hier aber auch ganz unnöthig. Es genügt vollkommen, wenn es gelingt, sich ein weniger gemischtes Material zu verschaffen. Richtet man sich, wie oben schon beschrieben, eine mikroskopische Cultur ein, so ist es vor allem Hauptsache, sich genau in derselben orientiren zu können, was man am besten durch Herstellung eines Diagrammes oder Planes erreicht. Dann wählt man sich eine Anzahl von Exemplaren oder Gruppen, welche besonders günstig, d. h. frei liegen zur continuirlichen Beobachtung. Da diese Organismen verhältnissmässig sehr langsam wachsen, auch keine störenden Verunreinigungen der Cultur durch fremde Organismen stattfinden, so kann die Beobachtung von eingestellten Exemplaren und deren Nachkommenschaft, wenn nöthig, ungehindert Monate lang fortdauern. Hat man einmal den ganzen Entwicklungskreis an einem und demselben Individuum von Anfang bis zu Ende verfolgt, so hat man ein sicheres Kriterium, um andere mehr fragmentarische Beobachtungen zu beurtheilen; sie lassen sich

dann gut einreihen, und die Constanz des beobachteten Entwicklungsganges für eine bestimmte Form lässt sich leicht überall an Hunderten von Exemplaren constatiren. Sieht man weiter diese Formen neben einander, unter vollkommen gleichen Bedingungen, immer den gleichen Entwicklungskreis durchmachen, so kann kein Zweifel mehr über ihre Selbständigkeit bestehen.

Auf diese Weise ist es mir gelungen eine Anzahl von Formen nach ihrem Entwicklungsgang zu characterisiren; als Arten einer Gattung fasste ich solche Organismen zusammen, welche den gleichen Entwicklungsgang zeigen und sich von einander nur durch untergeordnete Merkmale, wie Grösse und zum Theil Form der Zellen, unterscheiden.

Meine Untersuchungen erstreckten sich, wie schon bemerkt, nur auf Formen, welche in dem mir zu Gebote stehenden Material am häufigsten vorkamen, wobei ich besonders auf den Entwicklungsgang, also auf die Characterisirung von Gattungen achtete und mich weniger auf die Aufstellung von Arten einliess. Es hat sich trotzdem gezeigt, dass die Organismen, welche Ray Lankester als *Bacterium rubescens*, Zopf als *Beggiatoa roseo-persicina* zusammenfassen, in mehrere Gattungen und Arten eingetheilt werden müssen.

Die grösste Verwandtschaft zeigen diese Organismen, namentlich die Zoogloeaformen, mit den Chroococcaceen. Es giebt Formen, die in die Gattungen Chroococcus, Merismopedia, Aphanothece, Clathrocystis, Polycoccus, Coelosphaerium, Polycystis sich einreihen liessen. Da aber einerseits die rothen Schwefelbakterien sich von diesen durch ihr rothes Pigment und ihre Schwefelkörnchen scharf unterscheiden, andererseits die Entwicklungsgeschichte der erwähnten Chroococcaceen nur sehr unvollständig untersucht ist, so musste ich von dieser Einreihung in die entsprechenden Chroococcaceengattungen einstweilen Abstand nehmen.

Thiocystis nov. gen.

Dieser Organismus bildet kleine Familien, die aus dicht zusammengedrängten Coccen bestehen und in gemeinsamer Gallerte eingebettet sind. (Taf. II, Fig. 1—6.)

Er ist bis jetzt unter der grossen Menge von ähnlichen, anscheinend in einander übergehenden Zoogloeaformen als eine selbstständige Gattung nicht unterschieden worden. Weder bei Ray Lankester

(l. c.) noch bei Warming (l. c.) findet sich eine Beschreibung oder Abbildung, welche auf denselben sich beziehen könnte. Zopf (l. c.) giebt Taf. V, Fig. 12 eine ausgezeichnete Abbildung davon, erwähnt ihn aber im Text nicht, da er denselben nur für eine der mannigfaltigen Zoogloeaformen von *Beggiatoa roseo-persicina* hält. Auch unter den bis jetzt bekannten Chroococcaceen findet sich keine Gattung, der diese neue unmittelbar angereiht werden könnte. Am nächsten steht dieselbe den Chroococcaceengattungen *Polycystis* und *Mikrocystis* von Rabenhorst.¹⁾

Thiocystis ist keineswegs ein seltener Organismus. An reichen Fundorten der rothen Bakterien, unter rothen Zoogloeamassen der sogenannten *Clathrocystis roseo-persicina* fehlt er selten. In dem mir von Dr. Büsgen aus Jena dreimal zugesandten Material, auch in dem Kopenhagener Material habe ich ihn jedesmal gefunden. Er entwickelte sich sehr reichlich in meinen Massenculturen. Zu verschiedenen Zeiten und in sehr verschiedenen Nährlösungen habe ich ihn in mikroskopischen Culturen gezüchtet. Es gelang mir ohne Mühe eine und dieselbe Zoogloea oder Gruppe von solchen dauernd einzustellen und Monate lang jeden Tag ihren Zustand zu controliren, wobei ich noch Ernährungsversuche an denselben machte. So am längsten vom 10. März bis 5. April 1887 und vom 7. December bis zum 1. März 1888. Alle Entwicklungsvorgänge habe ich wiederholt an einer *Thiocystis* - Zoogloea unter verschiedenen Wachstumsbedingungen zwischen und neben anderen, unten zu beschreibenden, Zoogloeaformen beobachtet, so dass die Selbständigkeit dieses Organismus für mich ausser Zweifel ist.

Das am meisten typische Aussehen hat eine *Thiocystis*-Zoogloea, wenn sie noch klein ist, nur aus wenigen bis 10—20 Familien besteht (Taf. II, Fig. 1—3); die Gallerte, worin die Familien in ziemlich grossen Abständen eingelagert sind, ist dann noch fest, anscheinend knorpelig und bildet eine dicke Hülle um den Familiencomplex. Die Gestalt einer solchen Zoogloea, wenn sie frei liegt, ist fast regelmässig kugelig. Die Gallerte ist vollkommen structurlos, nur wenig stärker lichtbrechend als Wasser, die äusserste Schicht ist nicht als eine distincte Haut differenzirt, aber auch nicht zerfliessend. In dem geschilderten Zustande sind die Zoogloeen sehr charakteristisch und auf den ersten Blick als *Thiocystis* zu bestimmen, was von den späteren, unten zu beschreibenden Stadien, nicht gesagt werden kann.

¹⁾ Flora europ. Algarum Sect. II.

Die einzelnen Familien sind klein, von ganz unregelmässiger Gestalt und bestehen aus einer wechselnden Zahl von Zellen, von 4 bis etwa 20 bis 30. An einer aus 4 bis 6 Zellen bestehenden Familie erkennt man leicht, dass die Zellen wie Tetraederecken gruppiert sind. In grösseren Familien sind die Zellen oft so dicht zusammengepresst, dass man die einzelnen nicht deutlich unterscheiden kann. Die bis zu einer gewissen Grösse herangewachsenen Familien können sich theilen oder richtiger in ganz unregelmässiger Weise in 2, 3 oder 4 Theile zerfallen. (Fig. 1 und 2 bei a, b.) Manchmal wird von einer grösseren Familie nur eine Tetrade oder gar eine einzige Zelle abgetrennt; das letztere ist äusserst selten zu beobachten.

Die einzelnen Zellen sind kugelig, wenn sie eben aus der Theilung hervorgegangen sind; bei weiterem Wachsthum zeigt ihre Form alle Uebergänge von der kugeligen bis zur elliptisch-cylindrischen, wo die Länge des einen Durchmessers das Doppelte des anderen beträgt. Die Streckung und Theilung der Thiocystiscoccen erfolgt in successiven Generationen ziemlich regelmässig abwechselnd nach drei Richtungen des Raumes. Soweit die Theilungen (natürlich nur in ganz kleinen Familien) zu beobachten waren, gingen sie stets folgendermassen vor sich: nach der Theilung der Mutterzelle streckte sich eine der Tochterzellen in derselben Ebene, die andere gleichzeitig in einer dazu senkrechten Richtung, was die Bildung einer tetraedriscen Gruppe zur Folge hatte.

Die Farbe der Coccen ist immer wenig intensiv. Isolierte Zellen erscheinen manchmal fast farblos; bei dichter Gruppierung ist dagegen eine schöne violette oder roth-violette Färbung wahrnehmbar. Was die Schwefeleinlagerung betrifft, so erfolgt sowohl die Aufspeicherung, als die Auflösung sehr rasch; die Zellen füllen sich unter günstigen Bedingungen so mit Schwefelkörnern, dass die Familien ganz undurchsichtig und schwarz-violett erscheinen.

Wenn die Zoogloeen eine gewisse Grösse erreicht haben, so tritt ein Zeitpunkt ein, wo die Familien die gemeinsame Gallerthülle verlassen, um sich zu zerstreuen. Dieser Vorgang der Propagation kann auf verschiedene Weise vor sich gehen. Die die Familien zusammenhaltende Gallerte verliert ihre feste Consistenz und zwar in ihrer ganzen Masse und quillt auf, wodurch die Familien frei werden. Man sieht dieselben eine Zeit lang, in Wasser suspendirt, sich unter zitternder Bewegung langsam zerstreuen; in diesem Falle schien mir die Bewegung eine passive, durch Aufquellung der Gallerte

bewirkte zu sein. Oder: Die Erweichung der Gallerte erfolgt nur an bestimmten Punkten der Peripherie und erstreckt sich von da ins Innere der Zoogloea. An diesen erweichten Stellen drängen sich die Familien äusserst langsam und allmählich hinaus (Taf. II, Fig. 4), wobei an den übrigen Stellen die Gallerte noch lange Zeit fest und die Zoogloea geschlossen bleibt. Allmählich geht die Auflockerung weiter und erstreckt sich auf die ganze Peripherie oder beschränkt sich auf die eine Seite, während auf der anderen die feste Gallert-hülle erhalten bleibt. Die ganze Zoogloea differenzirt sich gleichsam in zwei Schichten, eine innere, wo die Familien in ihrer ursprünglichen Lagerung noch zusammengehalten werden und eine äussere, wo dieselben sich allmählich aus ihrem Verbande herauslösen. (Fig. 5.) Diese letzteren gehen nun eine nach der anderen in den Schwärmzustand über.

Sowohl nach dem ersten, wie dem zweiten Modus nimmt das Freiwerden und die Zerstreuung der Familien sehr viel Zeit in Anspruch. So begann in dem Falle, auf welchen sich die Fig. 1—5 (vergl. Tafelerklärung) beziehen, am 7. Januar die Auflockerung an einem Punkte der Peripherie, und erst gegen Anfang Februar war die Gallerte an einer Hälfte der Peripherie soweit erweicht, dass die ersten Familien in den Schwärmzustand übergehen konnten.

Einige Male habe ich noch eine dritte Art der Zoogloeeauflösung beobachtet, aber nicht an derselben mir am besten bekannten Species, sondern an einer anderen, welche sich durch ihre sehr kleine Coccen auszeichnet. Die Zoogloeen hatte ich nicht in meinen mikroskopischen Culturen von den jüngsten Zuständen an herangezüchtet, sondern schon im fertigen Zustande aus Massenculturen entnommen und nur den in Rede stehenden Vorgang von Anfang bis zum Ende verfolgt; doch glaube ich mit Sicherheit annehmen zu können, dass diese kleinzellige Art zu der Gattung *Thiocystis* zuzurechnen ist. Der Vorgang spielt sich viel energischer ab und ist gewissermassen mit einer Sporangien- oder Cystenentleerung zu vergleichen. Die Fig. 8 a, b beziehen sich auf einen Fall, der sich folgendermassen abspielte: Die Zoogloea wurde am 5. December in dem Momente in Beobachtung genommen, wo sich die ersten Familien durch zwei Oeffnungen oder, besser gesagt, zwei erweichte Stellen der Gallerthülle herauszudrängen begannen. Die Entleerung ging verhältnissmässig rasch vor sich. Nach zwei Stunden hatten schon mehrere Familien die gemeinsame Hülle verlassen. So bald sie frei waren, begannen sie sich sehr energisch zu bewegen, doch konnten sich die

meisten nicht sofort entfernen, weil sie zu mehreren mit einander verklebt herausgetreten waren. Und nun drehte sich die ganze Masse der mit einander durch unsichtbaren Schleim verklebten Familien (Fig. 8a) und zuckte heftig stundenlang hin und her, bis die einzelnen Familien sich loslösten und schnell davon schwammen. So ging es den 5. und 6. December fort, und erst am 7. December früh habe ich die Gallertcyste leer, nur mit einer darin stecken gebliebenen kleinen Familie vorgefunden. (Fig 8b.) Die leere Cyste konnte ich noch 4 Tage lang, durch kleine Bakterien und verschiedenen Detritus begrenzt, deutlich sehen.

Die schwärmenden Thiocystisfamilien sind phototactisch. Wirft man einen Klumpen von rothen Zoogloeamassen in ein tiefes Gefäss, wo er zu Boden sinkt, so findet man, wenn die Flüssigkeit H_2S enthält, nach etwa 10—14 Tagen an der dem Lichte zugekehrten Wand einen sehr zarten rothen Anflug aus ganz jungen Thiocystiszoogloeen, welche aus eben zur Ruhe gekommenen schwärmenden Familien hervorgegangen sind. Ich bekam auf diese Weise manchmal, wenn ich zur rechten Zeit etwas davon entnahm, sehr reines, insbesondere von anderen rothen Zoogloeaformen ganz freies Thiocystismaterial, das für meine mikroskopischen Culturen Verwendung fand; andere rothe Zoogloeaformen kommen auch in diesen rothen Ueberzügen auf der Lichtseite der Gefässe vor, aber bedeutend später als Thiocystis, da sie träger bewegliche Schwärmer bilden oder zum Theil auf andere Weise sich verbreiten. In meinen mikroskopischen Culturen sah ich ebenfalls die Thiocystisfamilien, sobald sie beweglich wurden, nach der Lichtseite des Tropfens sich begeben, wo sie in einer bedeutenden Entfernung vom Deckglasrande zur Ruhe kamen und mehrere Millimeter grosse Flächen so dicht besetzten, dass die ganze Ansammlung wie eine sehr grosse Thiocystiszoogloea aussah.

In Objectträgerculturen dauert das Schwärmen bloß kurze Zeit, worauf die Familien sich auf dem Glase festsetzen und zu neuen Zoogloeen auswachsen. Fig. 6a, Taf. II stellt eine eben zur Ruhe gekommene Familie dar, welche aus acht Coccen bestand und am 7. Januar eingestellt wurde (a). Am 8. Januar theilte sie sich in zwei Tetraden; am 10. bestand die eine aus acht Coccen, während die andere schon in zwei Gruppen von vier zerfallen war (b); am 11. waren schon vier Tetraden da (c). Mit der Theilung der Familien und Coccen ging auch eine Gallertbildung vor sich, so dass das Ganze schon eine charakteristische junge Thiocystiszoogloea darstellte, also den Zustand, von welchem wir in unserer Schilderung ausgegangen

sind. — Es bleibt mir nur noch übrig zu erwähnen, dass man in alten Culturen nicht selten einzelne grosse, durch eine besonders dicke und stärker lichtbrechende Gallerthülle sich auszeichnende Familien findet, welche aus besonders dicht zusammengepressten Coccen bestehen und möglicherweise Dauerzustände unserer Pflanze vorstellen. (Fig. 7.)

Es sind mir zwei von einander gut abgegrenzte Thiocystisarten genauer bekannt. Sie unterscheiden sich durch die Grösse der Coccen und Familien und durch die verschieden dichte Lagerung der letzteren in der gemeinsamen Gallertcyste. Bei der länger beobachteten Art habe ich besonders darauf geachtet, ob die Grösse der Coccen constant bleibt, d. h. ob die gleichen Dimensionen periodisch wiederkehren, oder ob diese allmählich sich verändern. Mit aller Genauigkeit liess sich indessen diese Frage nicht entscheiden, da genaue Messungen nicht ausführbar sind: die Coccen liegen zu dicht, sie strecken sich nach allen Richtungen des Raumes, man sieht also verschiedene Coccen im optischen Längsschnitt, Querschnitt oder schief, darum können sie in einer Familie ihrer Grösse und Gestalt nach verschieden aussehen. Weiter kann man bei der dichten Lagerung der Coccen nicht wissen, in welchem Zustande ein Coccus bei der Messung ist, ob vor oder unmittelbar nach der Theilung u. s. w. In einer und derselben Zoogloea trifft man zu verschiedenen Zeiten einmal durchschnittlich erheblich grössere, das andere Mal kleinere Coccen. Doch wäre der Schluss, dass die Dimensionen derselben variabel sind, unberechtigt. Da alle Coccen einer Zoogloea in ihrem Wachsthum ziemlich gleichen Schritt halten, so müssen die Dimensionen derselben zwischen einer gewissen Grösse und der doppelten variiren: unmittelbar vor der Theilung werden sie fast doppelt so gross sein als nach der Theilung. Ein Blick auf die mit der Camera lucida möglichst genau entworfenen Abbildungen einer und derselben Zoogloea zu verschiedenen Zeiten (Fig. 1 bis 5), zeigt auch, dass die Coccen bald grösser, bald kleiner sind und dass dann wieder die ursprüngliche Grösse zurückkehrt. — Die zwei mir bekannten Arten characterisiren sich folgendermassen:

Thiocystis violacea. (Fig. 1 bis 7.) Coccen 2,7 bis 5,2 μ gross. Familien in einer gemeinsamen, ziemlich dicken Gallerte locker eingelagert. Färbung hell rosa oder röthlich-violett.

Thiocystis rufa. (Fig. 8.) Messungen waren nicht genau ausführbar. Coccen sehr klein, nicht über 1 μ . Familien in der gemeinsamen Gallertcyste viel dichter gelagert. Färbung intensiver, violett, roth oder braun-roth. Bei grossem Reichthum an winzigen Schwefelkörnchen ganz schwarz.

Die Clathrocystisformen.

Ich gehe zu den Organismen über, welche unter dem Namen *Clathrocystis roseo-persicina* Cohn (Syn. *Cohnia roseo-persicina* Winter, *Lamprocystis roseo-persicina* Schröter) bekannt sind. Cohn¹⁾ hat diese Organismen ausführlich untersucht und gefunden, dass deren Entwicklungsgeschichte mit der einer von Henfrey untersuchten spangrünen Art *Clathrocystis aeruginosa* übereinstimmt. Bei der Untersuchung seiner Culturen in Gefässen mit verwesenden Pflanzentheilen fand Cohn einerseits gestaltlose Aggregate rother, durch eine deutliche gemeinschaftliche Gallerthülle verbundener Zellen, andererseits freischwimmende blasenartige Halbkugeln, in denen ähnliche Zellen in einschichtiger Lage die Peripherie bedeckten; häufig waren diese Kugeln nicht geschlossen, sondern stellten unregelmässig zerrissene Säcke dar, an denen äusserlich Kugeln, Halbkugeln, Calotten angewachsen waren. Cohn nimmt an, dass diese Kugeln durch fortgesetzte radiale Zweitheilung der Zellen aus den gestaltlosen Gruppen sich bilden. Durch Furchung solcher Kugeln entstehen an denselben secundäre Theilfamilien, welche von jenen sich abtrennen, ein unregelmässiges Loch zurücklassend. Auch können diese Löcher durch Auseinanderweichen einzelner Zellenreihen sich bilden, so dass eine grosse Kugel gitterförmig durchbrochen wird und schliesslich in unregelmässige Fetzen zerreisst.

Diesen, von Cohn aus dem Vergleiche verschiedener gesellig vorkommender Zoogloeaformen construirten Entwicklungsgang, fand ich im Wesentlichen bestätigt für eine der zahlreichen Zoogloeaformen, welche unten als *Lamprocystis roseo-persicina* beschrieben ist. Allein diese Form wird durch den angeführten Entwicklungsgang nicht scharf genug von anderen abgegrenzt: es giebt verschiedene rothe Zoogloeaformen, welche ebenfalls bald in soliden, bald in sackartigen Familien auftreten, andererseits auch solche, die ausschliesslich zu compacten Massen vereinigt wachsen. Wenn man diese Formen zusammen vor sich hat, so wird man sehr versucht, alle in einen Entwicklungskreis einzuziehen. Sie sind in der That auf den ersten Blick ausserordentlich ähnlich. Alle besitzen in verschiedenen Nüancen roth gefärbte, mit Schwefelkörnchen versehene Zellchen, deren Dimensionen bei den verschiedenen Formen nur geringe Unterschiede darbieten. Bis jetzt hat man auch thatsächlich, wie es scheint, mehrere rothe

¹⁾ Beitrag z. Biol. d. Pfl. Bd. I, H. 3, 1875.

Zoogloeaformen unter dem Namen *Clathrocystis roseo-persicina* verstanden. Von den Cohn'schen Zeichnungen (l. c. Taf. VI, Fig. 1—10), welche verschiedene Stadien von *Clathrocystis* darstellen sollen, gehören Fig. 4 und 5 nicht zu dieser Art, sondern zu einem weiter als *Amoebobacter* bezeichneten Organismus.

Characteristische Merkmale lassen sich nur aus der continuirlichen Beobachtung der Entwicklung von Einzelexemplaren entnehmen. Trotz consequenter Durchführung dieser Anforderung und zu wiederholten Malen ausgeführten lange dauernden Culturversuchen, ist es mir doch nicht gelungen das Chaos von gesellig vorkommenden *Clathrocystis*-ähnlichen Organismen vollständig zu entwirren. Es war eine zu ermüdende und zeitraubende Aufgabe. Ich habe mich deshalb entschlossen, aus mehreren mir bekannten, aber zum Theil unvollständig untersuchten Formen hier nur drei herauszugreifen und ausführlich zu behandeln. Die erste von ihnen ist der Organismus, der meistens die bekannten, mehrere Male abgebildeten, einem groben Netz oder Gitter ähnlichen Zoogloeen bildet; er kann den Namen *Lamprocystis roseo-persicina* Schröter behalten. Die zweite sei *Amoebobacter* benannt, die dritte *Thiopolycoccus*.

Lamprocystis roseo-persicina.

Fig. 9, Taf. II stellt einige kleine Gruppen von etwa 25 Coccen dar, welche am 15. December 1887 eingestellt worden sind. Sie sind regellos gruppirt und haben schon Gallerthüllen ausgeschieden, welche zu einer gemeinsamen, die Coccengruppen einschliessenden Gallerte verschmolzen sind. Die Beobachtung zeigte, dass die Theilung der Coccen nach drei Richtungen des Raumes, ähnlich wie bei *Thiocystis*, stattfindet. Es kam aber selten zur Bildung so regelmässiger Tetraden, wie bei diesem. Fig. 12 zeigt ein anderes am 21. December fixirtes Anfangsstadium, wo eine tetraedrische Anordnung deutlich war, und die ganze kleine Zoogloea einer *Thiocystis* ausserordentlich ähnlich sah. Doch war diese Aehnlichkeit eine ganz vorübergehende. Das weitere Wachsthum dieser Zoogloea vom 21. December bis 15. Januar zeigen die Fig. 13—15. Später habe ich sie verloren. Dagegen gelang es mir, die Entwicklung der Zoogloea der Fig. 9 bis zum Ende zu verfolgen.

Das Wachsthum dieser Zoogloea ging ungefähr bis zum 1. Januar sehr langsam fort; von da an ist infolge von Veränderung der

Nährlösung ein ganz bedeutender Aufschwung im Wachsthum eingetreten. Es liessen sich natürlich nicht alle Einzelheiten des Wachstums und der Vermehrung der einzelnen Zellen in der gedrängten, undurchsichtigen, von Schwefel schwarzen Coccenmasse beobachten. Die Entwicklung ging anfangs ungefähr dem anderen beobachteten Falle ähnlich und führte zur Bildung eines ziemlich lockeren, in Gallerte eingebetteten Zellenaggregates, in dem man keine bestimmte Anordnung der einzelnen Zellen unterscheiden konnte. Diese Zwischenstadien waren so wenig charakteristisch, dass ich meine zu dieser Zeit gemachten Skizzen wiederzugeben für unnöthig halte. Erst ungefähr um den 5. Januar merkte ich, dass aus dem annähernd kugelförmigen Zellkörper sich allmählich gewölbte Zellflächen herauszubilden begannen. Offenbar hatten die Theilungen nach 3 Richtungen des Raumes aufgehört und nur solche nach zwei Richtungen dauerten fort. Das war auch aus der Art zu schliessen, wie die einzelnen Coccen mit einander paarweise oder zu vier zusammenhingen, was an den wenigen Stellen, wo sie weniger dicht lagen, beobachtet werden konnte. Diese Vorgänge führten zu dem Zustande der Fig. 10, welche am 11. Januar aufgenommen worden ist. Man sieht an derselben, dass sämtliche Coccen in einige Zellflächen gruppiert sind, welche stellenweise einschichtig, stellenweise aber zwei-, sehr selten dreischichtig sind. Zwischen den Zellenflächen war eine centrale Höhlung deutlich zu unterscheiden. Die ganze Zoogloea war von einer dicken, homogenen Gallerthülle umgeben, deren Contouren durch anhängende Körnchen und Schmutzpartikelchen scharf gekennzeichnet waren.

Nach dem 15. Januar hatte die Zoogloea solche Dimensionen angenommen, dass eine Abbildung des Ganzen bei starker Vergrösserung unmöglich wurde. Die weitere Entwicklung bestand darin, dass die gewölbten Zellflächen (Fig. 10) sich erweiterten, bis sie einander stellenweise berührten, ohne jedoch eine vollständig geschlossene Hohlkugel zu bilden. Dann begannen sie unregelmässige Falten zu bilden, welche von allen Seiten in das Innere der Kugel eingebogen wurden. Der Vorgang war deutlich an der, auf der Fig. 10 abgebildeten, dem Beobachter zugekehrten Zellfläche zu verfolgen. Diese zeigte zunächst drei fast parallele und regelmässige Falten. Am nächsten Tage waren diese schon unkenntlich, und die ganze Gestalt der Zellfläche höchst unregelmässig. Man konnte nur sehen, dass sie an mehreren Punkten nach wie vor die Peripherie berührte, an anderen aber sich tief in die centrale Höhlung hineinbog. Das schliessliche Resultat war, dass

die innere Höhlung durch eine zusammenhängende, von unzähligen gallerterfüllten Hohlräumen durchsetzte Masse ausgefüllt wurde. In diesem Zustande ist die Vertheilung der Coccen in allen Schichten der kuglichen Zoogloea fast vollkommen gleichmässig; bei allen Einstellungen, von der oberflächlichen, bis zu dem halbirenden optischen Schnitt sieht man dasselbe Bild, nämlich ein aus unregelmässigen, verschieden breiten Coccenbändern gebildetes Netz. Der ganze Zoogloea-körper ist in diesem Zustande mit einem Schwamme zu vergleichen.

Gegen den 5. Februar ging die Kugelgestalt verloren; an zwei gegenüberliegenden Punkten rechts und links ist eine Durchbrechung oder Verquellung der Gallerthülle eingetreten, worauf sich Coccenmassen, welche die eben beschriebene Anordnung behielten, an diesen Stellen herausdrängten. Am nächsten Tage blieb nur noch oben an einer kleinen Stelle die Hülle erhalten. Am 10. Februar endlich war keine Spur von der Hülle mehr zu sehen; es gingen von der Peripherie des Körpers nach allen Seiten unregelmässige netzförmige Ausläufe aus. Gleichzeitig haben die Bänder des ganzen Geflechtwerks ihr Aussehen verändert: sie haben sich in kleine flache, nur durch einfache Coccenreihen zusammenhängende Gruppen umgebildet. Fig. 11 ist am 10. Februar entworfen und stellt eine kleine Stelle (unten etwas links) vom Rande der riesig gewordenen Zoogloea dar. In solche kleine Gruppen zerfiel allmählich, von aussen nach innen fortschreitend, die ganze Zoogloea.

Nachdem ich nun an dieser einen Zoogloea den Entwicklungsgang von Anfang bis zu Ende festgestellt hatte, war es mir leicht, die Entwicklungszustände dieses Organismus zwischen anderen, fremden zu unterscheiden. Zahlreiche mehr fragmentarische Beobachtungen haben mir gezeigt, dass keine wesentlichen Variationen im Entwicklungsgange dieser Zoogloeen zu beobachten sind. Die einzige Verschiedenheit, welche verschiedene Exemplare auch unter gleichen Bedingungen, nebeneinander zeigen können, besteht darin, dass bei einigen die Gruppierung zu breiten, zusammenhängenden Bändern bei der Auflösung der Zoogloea länger erhalten bleibt (vergl. die sehr schönen Abbildungen von Zopf, Taf. V, Fig. 8, 13 und die Fig. 10, Taf. VI von Cohn), während bei anderen die breiten Bänder sich noch in der gemeinsamen Hülle in kleine flache Gruppen zerlegen. Die ersteren geben Bilder, wie sie als für *Clathrocystis* typisch beschrieben und abgebildet worden sind. Doch haben mir directe Beobachtungen gezeigt, dass die breit bandförmige Structur in die andere vor der endgültigen Zerstückelung der Zoogloea übergeht. Selbst an

einer und derselben Zoogloea sind beide Arten von Gruppierung manchmal gleichzeitig zu beobachten. — Die Auflösung der zusammenhängenden Lamprocystis-Netze geht mit der Zeit soweit, dass sie schliesslich in ganz kleine Gruppen, Reihen, paarweise oder zu 3 verbundene Zellen, selten aber in einzelne Zellen zerfallen. (Fig. 11). Diese kleinen Gruppen können nun in den Schwärmezustand übergehen. In meinen mikroskopischen Culturen geschah es selten. Nur ein einziges Mal gelang es mir, das Beweglichwerden einiger, von der Peripherie meiner am längsten beobachteten Zoogloea losgelösten Gruppen, direct zu beobachten.

Was die einzelnen Zellen betrifft, so werde ich einige Worte über eine Eigenthümlichkeit des Inhalts sagen, welche übrigens nicht nur die Lamprocystis-Zellen auszeichnet, sondern auch einigen anderen rothen Schwefelbakterien zukommt. In thätigem, lebhaft wachsendem Zustande haben dieselben einen homogenen, stark lichtbrechenden Inhalt mit kleinen Schwefelkörnchen. Wachsen die Zellen infolge ungünstiger Bedingungen nicht, so werden sie auffallend inhaltsarm: die wie Plasma aussehende, sich mit Jod gelb färbende Substanz, bildet eine ganz schmale wandständige Schicht; die Mitte der Zelle ist mit einer ausserordentlich schwach lichtbrechenden Substanz erfüllt, die fast wie ein mit Luft erfüllter Raum im Wasser aussieht. Schon Cohn bemerkte ganz treffend, dass die Zellen manchmal „den Eindruck machen, als seien sie hohl“, diese Höhlung ist aber nie mit Schwefelkörnchen erfüllt, wie Cohn es angiebt. Die Schwefelkörnchen entstehen, wenn sie in diesem Zustande eingelagert werden, nur in der peripherischen Plasmaschicht als winzige schwarze Pünktchen; wenn sie auch zuweilen in der „Höhlung“ zu liegen scheinen, so kann man sich mit Hülfe der stärksten Systeme leicht überzeugen, dass sie in Wirklichkeit doch oben oder unten in der Plasmaschicht selbst sich befinden. Beginnen die Zellen zu wachsen, so wird diese „Höhlung“ mit Plasma entweder vollständig ausgefüllt, oder es bleiben von derselben nur unregelmässige enge Risse übrig, welche die sonst homogene Plasma-substanz durchziehen. Womit diese Lücken im Plasma der Coccen erfüllt sind, weiss ich nicht anzugeben; von dem gewöhnlichen Aussehen von Vacuolen weichen sie zu sehr ab, als dass ich dieselben für mit wässriger Flüssigkeit erfüllte Räume halten könnte.

Nur eine Art von Lamprocystis ist mir genau bekannt. Ihre Zellen sind nach der Theilung kugelig oder kaum merklich elliptisch, mit einem Durchmesser von $2,1\ \mu$, vor der Theilung fast doppelt so lang. Während $2\frac{1}{2}$ Monate, in denen ich eine und dieselbe Zoogloea

beobachtete, habe ich keine deutliche Veränderung in der Durchschnitsform und Grösse ihrer Zellen beobachten können. Die Färbung ist nur in der Masse ziemlich intensiv violett. Die sehr kleinen, punktförmigen Schwefelkörnchen verleihen der Zoogloea einen bräunlichen Ton. Die Intensität der S-Einlagerung und Oxydation ist viel geringer als bei *Thiocystis*.

Die übrigen mir nur unvollkommen bekannten Arten unterscheiden sich von dieser durch die Grösse ihrer Zellen, durch die Form, nach welcher einige von ihnen eher als Stäbchen, denn als Coccen bezeichnet werden müssen, endlich durch die Färbung, welche bei manchen sehr lebhaft roth mit einem Stich ins Orange, oder hyazinthroth sein kann. Vorläufig können alle zusammen unter dem Namen *Lamprocystis roseo-persicina* vereinigt bleiben.

Amoebobacter nov. gen.

Die Figuren 4 und 5 bei Cohn (l. c.) Taf. VI beziehen sich unzweifelhaft auf diesen Organismus, wie höchst wahrscheinlich auch die Figuren 6 und 7 von Zopf (l. c. Taf. V).

Unter den rothen Zoogloeaformen, welche man aus einer Massencultur entnimmt, findet man nicht selten Gebilde, wie das auf der Fig. 1, Taf. III dargestellte: eine Familie von so dicht zusammengepressten Zellen, dass man die einzelnen Zellen fast gar nicht unterscheidet, und die ganze Gruppe fast homogen erscheint. Die Färbung ist zart rosenroth; hie und da finden sich wenige Schwefelkörnchen. Um die Zellenmassen sieht man eine Hülle, welche aus zwei Schichten besteht: eine innere, schwach lichtbrechende und eine äussere, stark lichtbrechende, deutlich doppelt contourirte Schicht. Stellt man eine solche encystirte Familie ein, so sieht man etwa nach 4 Tagen (wie es bei der Familie der Fig. 1 der Fall war), dass die Cyste gesprengt wird und ihr nunmehr deutlich aus Coccen bestehender Inhalt äusserst langsam herauszukriechen beginnt. (Fig. 2, Taf. III). Der Austritt dauert manchmal 1—2 Tage. Es bleibt eine leere Cyste zurück, welche sich noch lange unverändert erhält. Die ausgetretene Coccengruppe zerstreut sich nicht im Wasser, sondern hält, zusammengeballt oder locker gelagert, dem festen Substrate anhaftend, zusammen. (Fig. 3, 4). Auch weiterhin zerstreuen sich die Zellen nicht, sondern wachsen in Form loser oder dichter Familien von sehr mannigfaltiger und veränderlicher Gestalt. In diesem beständigen Gestaltwechsel

der bald kleinen, bald sehr grossen Zellenfamilien, sowie in der Art des Zusammenhaltens der einzelnen Zellen sind charakteristische Merkmale gegeben, welche die Unterscheidung der Amoebobacterarten von anderen in Familien lebenden Schwefelorganismen unschwer machen. Der Gestaltwechsel der Amoebobacterfamilien hat seinen Grund darin, dass sowohl die einzelnen Zellen innerhalb der Familie, als die Familien als ganze beweglich sind.

Ich muss zunächst das Wachsthum der Zellen und die Gruppierung derselben besprechen. Die Form und Färbung der Zellen sind bei verschiedenen Arten sehr verschieden, so dass diese Punkte besser unten bei der Characterisirung der Arten mitgetheilt werden. Wohl die meisten haben runde Zellchen, die als echte Coccen zu bezeichnen sind. Bezüglich des Inhaltes der Zellen ist zu erwähnen, dass sie in ruhendem Zustande oder unter ungünstigen Bedingungen ähnliche, mit schwach lichtbrechender Substanz erfüllte Hohlräume, wie die Lamprocystis-Zellen enthalten. (Fig. 2.) Die Theilung geschieht nur nach einer Richtung des Raumes; in keinem Entwicklungsstadium habe ich eine andere Theilungsweise beobachtet. Die Bildung von körperlichen Zellfamilien findet also ihre Erklärung nicht in der Theilungsweise der Zellen in successiven Generationen, wie bei Thiocystis, Lamprocystis und anderen, sondern in der Fähigkeit der einzelnen Zellen, sich innerhalb der Familie nach allen möglichen Richtungen zu verschieben. Die Zellen können sehr dicht bis zur gegenseitigen Berührung zusammengedrängt oder auch sehr lose gruppirt sein (Fig. 3 u. 4, 5 u. 6, 7a u. b), so dass sie um das Zwei- bis Mehrfache des Zellendurchmessers von einander abstehen. Nie sind die Zellen wie bei den oben erwähnten Arten, nach successiven Theilungen innerhalb der Familie in kleine zusammenhängende Gruppen geordnet, sondern es bleiben höchstens zwei, oder sehr selten auch 4 Zellen, einige Zeit streptococcenartig verbunden, trennen sich aber bald von einander. (Fig. 6.)

Höchst eigenartig sind die Bewegungen, welche ich bei diesen Organismen beobachtet habe. Manchmal sind sie sehr unscheinbar und leicht zu übersehen. Man bemerkt nur an fixirten und gezeichneten Familien, dass sie von Tag zu Tag oder auch schon im Laufe des Tages ihre Form verändern. Eines Tages sieht man die Zellen weit von einander entfernt, die ganze Familie sehr gross, den nächsten Tag oder gegen Abend findet man alle Zellen zu einem dichten kleinen Ballen zusammengezogen; dann wird das Ganze wieder zu einem länglichen, dichten oder merkwürdig gestalteten, lockeren

Körper u. s. w. (Fig. 5, 6, 7a, b). Man überzeugt sich, dass diese Veränderungen durch unregelmässig abwechselndes Zusammentreten und Auseinandergehen der Zellen zu Stande kommt. Die Vermehrung der Zellen kommt bei der von Stunde zu Stunde und selbst von Tag zu Tag stattfindenden Gestaltveränderung der Familie gar nicht in Betracht, da sie sich nur langsam theilen; wenn eine Familie sich zusammengeballt hat, kann sie viel kleiner erscheinen als vor mehreren Tagen, wenn sie erweitert war. Diese Art der Bewegung, welche also in einem Zusammentreten und Auseinandergehen, oder sonstigen kleinen Verschiebungen der einzelnen Zellen innerhalb der Familie besteht, ist mit keiner oder kaum merklicher Ortsveränderung der ganzen Familie verbunden. Manchmal sind aber die Bewegungen der Zellen viel bedeutender und so coordinirt, dass die ganze Familie in einer gewissen Richtung fortschreiten kann. Eine solche bewegliche Familie bietet ein merkwürdiges Schauspiel dar. Man stelle sich die Familie als eine riesige Amoebe vor, so dass die einzelnen Coccen etwa die Microsomen darstellen, dann wird man eine annähernde Idee von dem Gesamtbilde einer beweglichen Amoebobacterfamilie haben. Nur sind die Bewegungen bei weitem nicht so energisch und bedeutend, wie bei einer Amoebe und fallen nur bei starken Vergrösserungen auf. Die Zellen sind in stetem Hin- und Herrücken begriffen; bald ist die Bewegung eine ruhig fliessende, es entstehen gleichsam kleine Strömungen in der Zellenmasse, bald ist sie eine ruckweise und sieht aus, als ob Anziehung und Abstossung zwischen den Coccen stattfände. Hier sieht man eine vereinzelte Zelle in einer bestimmten Richtung vorrücken, dort wird die nämliche Bewegung von mehreren oder sogar vielen Zellen in parallelen Bahnen ausgeführt, so dass die kleine Schaar als Ganzes sich zwischen unbeweglichen Zellen fort-schiebt; dabei werden alle möglichen Richtungen eingeschlagen: von unten nach oben, senkrecht oder schief und umgekehrt, nach rechts und links u. s. w. „Pseudopodien“ entstehen an der Peripherie und werden wieder eingezogen. Einzelne randständige Zellen sieht man so weit sich von den übrigen entfernen, dass man an ihre endgiltige Abtrennung glauben könnte (Fig. 6, 7); doch werden sie wieder in die Familie eingezogen. Wenn die Bewegungen aller Zellen vorzugsweise eine gewisse Richtung einhalten, kommen manchmal nicht unbedeutende Ortsveränderungen der ganzen Familie zu Stande. Manchmal zerfällt eine solche „amoeboid“ bewegliche Familie in zwei bis drei Gruppen, die doch auf irgend welche Weise in Verbindung bleiben und später sich wieder vereinigen. Schliesslich kommt es aber zu einer

endgiltigen Trennung, wobei eine grosse Familie zuerst in grössere Theile, diese wieder in immer kleinere zerfallen; diese vereinigen sich nicht mehr, sondern kriechen in verschiedenen Richtungen auseinander.

Es fragt sich nun, auf welche Weise die einzelnen Zellen der Familie so mit einander verbunden sind, dass sie sich sowohl gegeneinander verschieben, als auch in ihrer Gesamtheit bewegen können. Man könnte vielleicht diese Frage für unnöthig halten und die beschriebenen Erscheinungen auf eine sehr einfache Weise zu erklären suchen: die beobachteten Bewegungen seien passiv und nur durch allmähliches Aufquellen der die Zellen verbindenden Gallerte bewirkt, welches schliesslich zum Zerfall der Familie führt. Indessen wäre eine solche Deutung, obgleich sehr einfach, doch ganz unrichtig. Erstens gehen oft die Bewegungen der einzelnen Zellen in entgegengesetztem Sinne vor sich, als sie durch Quellung einer Zwischensubstanz bewirkt werden könnten, da die Zellen sich oft zu einem dichten Klumpen zusammenballen. Zweitens können die Bewegungen bei einer und derselben Familie wochenlang, mit Ruhepausen abwechselnd, fort dauern, wofür weiter unten concrete Beispiele gegeben werden sollen. Es steht also fest, dass wir in den amoeboide beweglichen Familien nicht einen schnell vorübergehenden Zustand des Verquellens der Zoogloeen vor uns haben. Dass die Zellen wirklich und zwar ziemlich fest verbunden sind, ist leicht zu beweisen: lässt man einen Wasserstrom durch den Tropfen fliessen, so werden sie weder einzeln, noch alle zusammen fortgerissen, selbst wenn man den Strom etwa eine Viertelstunde unterhält. Dabei zeigt sich, dass eine Anzahl von Zellen an dem Glase haften, die übrigen aber frei flottiren und mit jenen verbunden sind. Die festsitzenden werden durch den Strom gar nicht beeinflusst, die flottirenden Theile der Familie aber werden stark hin- und hergeworfen und in der Richtung des Stromes ausgezogen, sie reissen aber in der grössten Mehrzahl der Fälle nicht ab. Die Verbindung ist also eine feste. Die verbindende Substanz ist aber nicht eine Gallerte, wie es Cohn auf seinen erwähnten Figuren abbildet. Von einer Gallerthülle ist bei den beweglichen Familien gar nichts zu sehen, ebensowenig ist eine die Interstitien zwischen den Zellen ausfüllende gallertige Substanz anzunehmen. Dagegen spricht nämlich die Beobachtung, welche ich mehrere Male zu machen Gelegenheit hatte, dass kleine Bakterien ungehindert durch eine ausgebreitete (wie in den Fig. 6, 8) Amoeboide Familie fahren können. Wenn also keine Gallertsubstanz die Zellen umgiebt und verklebt, so bleibt nur die Vermuthung übrig, dass dieselben durch äusserst zarte Stränge

mit einander verbunden sind. Denkt man sich nun sämtliche Zellen einer Familie durch Plasmafäden verbunden, die wie Cilien contractil sind, so finden damit die oben geschilderten Bewegungsvorgänge eine so einfache Erklärung, dass ich wohl nicht länger dabei zu verweilen brauche. Diese Plasmaverbindungen kommen natürlich dadurch zu Stande, dass die aus einer Zelle durch Theilung hervorgegangenen Tochterzellen durch Plasmafäden verbunden bleiben. Mit dieser Auffassung steht im Einklange, dass die Verschmelzung zweier Familien, selbst wenn sie einander berühren, nie beobachtet wird.

Analogien für eine directe Verbindung der Protoplasten benachbarter verwandter Zellen anzuführen, wäre wohl überflüssig, da eine solche als eine überall im Pflanzenreich verbreitete Erscheinung allgemein anerkannt wird und vielfach bei niederen Algen, zumal bei Phycochromaceen, beobachtet oder angenommen worden ist. Verbindende Plasmafäden bei *Amoebobacter* direct zu sehen, gelingt aber selbst mit den stärksten Vergrößerungen nicht; sie durch Fixirung und Färbung nachzuweisen, wäre hier eine sehr schwierige Aufgabe, da die Familien in zu diesem Zwecke geeignetem ausgebreitetem Zustande schwer zu erhalten sind. Ein negatives Resultat würde auch nichts zu sagen haben, da es oft nicht gelingt, bei so kleinen Organismen so zarte Fäden, wie die Cilien sind, durch Färbungsmittel nachzuweisen, auch in den Fällen, wo man ihr Vorhandensein mit Sicherheit behaupten kann.

Bei der Beweglichkeit und steten Formveränderung der Familien ist es hier natürlich unmöglich, mit Sicherheit eine und dieselbe Familie sehr lange Zeit hindurch zu beobachten. Doch gelang es mir wiederholt, bestimmte Exemplare je eine bis zwei Wochen lang in Beobachtung zu behalten, da die Ortsveränderungen, welche sie von Tag zu Tag ausführen, im Ganzen unbedeutend sind. In meinem Culturmateriel waren diese Organismen nicht sehr häufig, so dass ich in jeder mikroskopischen Cultur deren nicht mehr als etwa 3—5 aus dem einer Massencultur entnommenen Häutchen herauskriechen sah. Wenn ich nachher unter vollkommen ähnlichen Familien die am längsten beobachtete nicht mehr unterscheiden konnte, so ist dies selbstverständlich ohne Belang, da das Wachsthum dieser Organismen ein höchst einförmiges ist: wochenlang sieht man dieselbe Familie bald locker gelagert, bald dicht zusammengezogen, bald beweglich, bald unbeweglich u. s. w., wobei die Zellen sich immer in der angegebenen Weise theilen.

Was die Ursachen der Bewegungen der *Amoebobacter*-familien anbetrifft, so sind sie unzweifelhaft in der Beschaffenheit des

Substrates zu suchen. In der That gelang es mir, die Bewegungen, wie besonders das Zusammenballen und Auseinandergehen der Familien, manchmal nach Belieben durch verschiedene Einwirkungen hervorzurufen. Doch sind die eigentlichen, die Bewegungen bedingenden Ursachen, unklar geblieben, da verschiedene Familien (sogar eine und dieselbe zu verschiedenen Zeiten) nicht immer auf gleiche Einwirkungen in gleicher Weise reagiren. Die Bewegungen brachte ich dadurch hervor, dass ich stark H_2S -haltiges Wasser zugab und es dann wieder durch H_2S -freies mit Luft geschütteltes (aber sonst gleiches) ersetzte, oder umgekehrt. Das Ersetzen der Flüssigkeit darf selbstverständlich keine so starke Strömungen im Tropfen hervorbringen, dass dadurch die zu beobachtende Familie bewegt wird; dies kann leicht erzielt werden, wenn man das Absaugen der Flüssigkeit auf die Weise vornimmt, dass man das eine Ende eines mit Wasser durchtränkten dünnen Streifen Fliesspapier mit dem Tropfenrande in Berührung bringt, das andere aber von dem Mikroskopische herabhängen lässt.

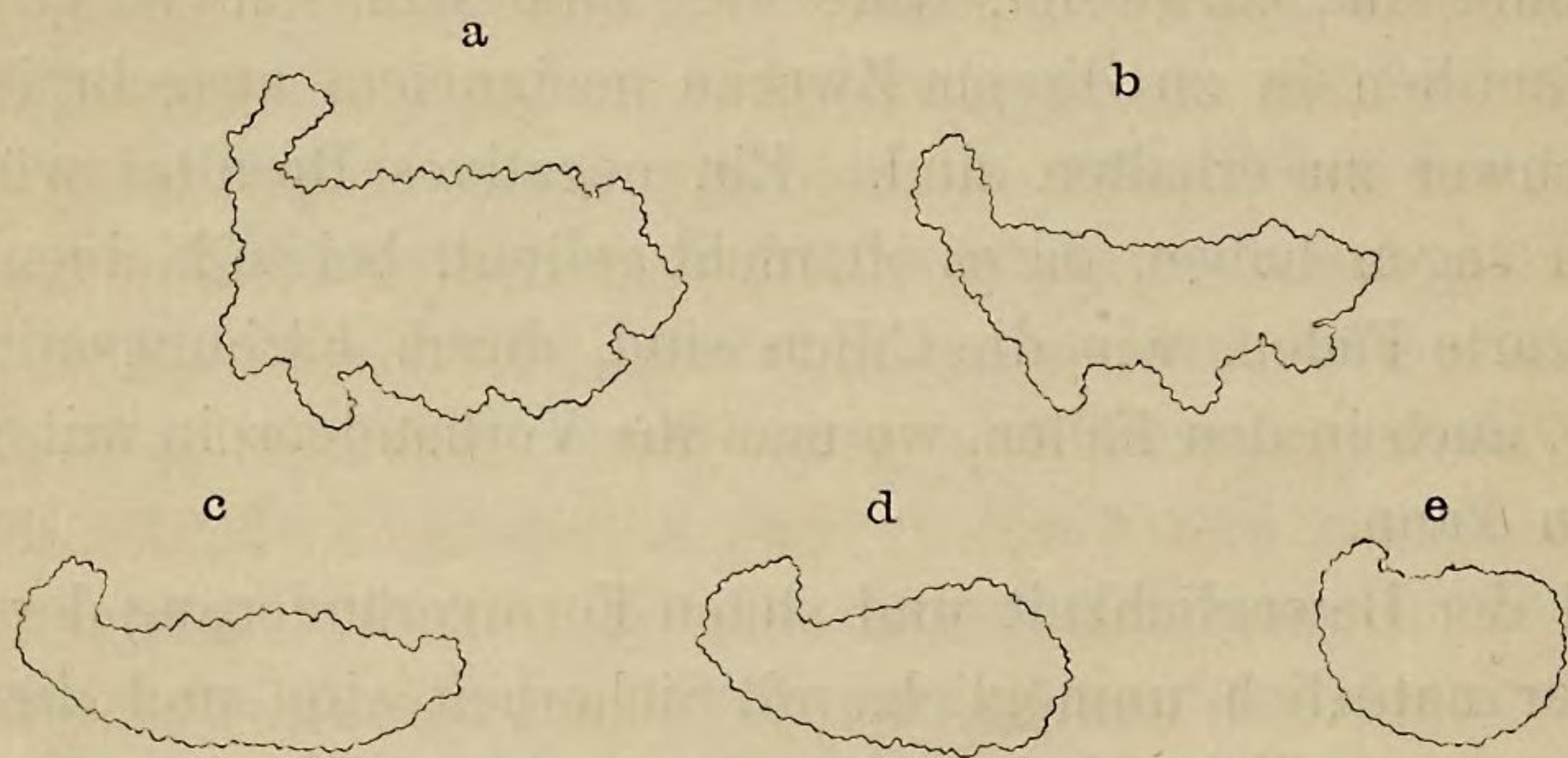


Fig. 7a und 7b, Taf. III, stellt eine Familie dar, die ich auf die erwähnte Weise behandelte. In H_2S -haltigem Wasser war sie in dem Zustande der Fig. 7a ein eleganter Büschel von locker zusammenhängenden Stäbchen; sogleich nach Zutritt von luftreichem Wasser begann sie sich zusammenzuballen und nach etwa 10 Minuten wurde sie zu einem so dichten Klumpen, dass man die einzelnen Zellen fast gar nicht unterscheiden konnte. (Fig. 7b.) Nach Zusatz von H_2S -Wasser nahm sie im Laufe von einer halben Stunde das ursprüngliche Aussehen an. Ein anderes Mal reagirte dasselbe Exemplar ganz anders auf dieselben Einwirkungen. Am 5. December fand ich es in sehr lockerem Zustande; nachdem ich einen Strom stark H_2S -haltigen Wassers durch die Cultur fliessen liess, zeigte die Familie in rascher Aufeinanderfolge die auf dem beistehenden Holzschnitte dargestellten Umrisse. Im Moment, als ich dies Wasser mit lufthaltigem

ersetzte, breitete sich die inzwischen zu einem dichten, fast runden Klumpen gewordene Familie (e) wie mit einem Schlag zu dem anfänglichen Umfange aus. — Offenbar hängt die eine oder die andere Reaction von einem jeweiligen physiologischen Zustande der Zellen ab oder vielleicht von der Intensität des angewandten Reizes: da das Wasser in verschiedenen Versuchen möglicherweise nicht gleich H_2S -resp. O-haltig war. Trotz dieser einander scheinbar widersprechenden Beobachtungen, bin ich nach dem durchschnittlichen Verhalten der Amoebobacterfamilien in meinen Culturen zu dem Schlusse geneigt, dass eine lockere Lagerung der Zellen hauptsächlich durch H_2S , eine dichte dagegen durch Sauerstoff verursacht wird.

Ein Wort noch über die Dauerzustände der Amoebobacterfamilien. Der lockere Zustand ist im Allgemeinen für ein gutes Wachsthum der Zellen bezeichnend, bei ungünstigen Bedingungen bleiben sie dagegen meistens zu dichten Klumpen zusammengeballt, wobei eine dünne gemeinsame Gallerthülle ausgeschieden werden kann, welche sich auf ihrer Oberfläche allmählich zu einer festen Haut differenzirt: es tritt eine typische Encystirung ein. Indem eine kleine Vergrösserung der Zellen innerhalb der festen Hülle nachträglich eintritt, werden sie zu einer fast homogenen Masse zusammengepresst, wie sie nie bei nicht encystirten Familien beobachtet wird. (Fig. 1.)

Ich kenne genauer drei Arten von Amoebobacter, welche durch die Grösse, Form und Färbung ihrer Zellen unterschieden sind. Dagegen ist die Grösse und Gestalt der Familien so veränderlich, dass sich daraus keine Merkmale für die Characterisirung der Arten entnehmen lassen.

Amoebobacter roseus (Fig. 1—6, Taf. III). Zellen kugelig mit einem Durchmesser von $2,8$ — $3,4 \mu$, die gestreckten bis 6μ lang¹⁾. Färbung zart rosa, in der Masse hell lilafarben. — Einige Familien, deren Austritt aus der Cyste ich beobachtet habe (Fig. 1, 2), zeigten anfangs $3,4 \mu$ grosse Coccen. Bei weiterem Wachsthum schienen diese etwas kleiner zu werden. (Fig. 3, 4.) Nach einiger Zeit habe ich dieselben aus den Augen verloren und nun waren in der Cultur nur Familien mit einem Durchmesser der Zellen von $2,8 \mu$ vorhanden. (Fig. 5, 6.) Es ist nun demnach sehr wahrscheinlich, dass die ruhenden Coccen etwas grösser, die wachsenden etwas kleiner sind, obgleich dies nicht

¹⁾ Kurz vor der Theilung sind die Zellen hier, wie auch bei anderen Bacterien, nicht genau doppelt so gross, als die eben aus der Theilung hervorgegangenen Zellen, sondern etwas kleiner; Zellen von genau doppelter Grösse zeigen schon eine Querwand.

durch directe Beobachtung bewiesen ist. — Bei dem Auseinanderweichen der Zellen grosser Familien habe ich manchmal beobachtet, dass vorübergehend eine hohle Kugel oder ein länglicher Sack, in denen die Zellen zum Theil in einschichtiger Lage die Wand bilden, zu Stande kommen. Nach einigen Stunden geht diese Anordnung wieder verloren. Bei dieser Art habe ich die amoeboide Bewegung der Familien am häufigsten und bei weitem am schönsten beobachtet.

Amoebobacter bacillosus (Fig. 7). Zellen stäbchenförmig, 2—4 μ lang, 1,7 μ dick. Färbung der einzelnen Zellen fast unmerklich, die der Familien röthlich. Ein mit schwach lichtbrechender Substanz erfüllter Hohlraum bleibt in den Zellen auch im wachsenden Zustande erhalten. In der dünnen wandständigen Plasmaschicht sind immer nur spärliche punktförmige Schwefelkörnchen gelagert.

Amoebobacter Granula (Fig. 8). Zellen kugelig, ausserordentlich klein — kaum 0,5 μ , farblos. Enthalten je ein kleines Schwefelkörnchen, welches von so schwach lichtbrechender Substanz umhüllt ist, dass man die Contouren des winzigen Coccus selbst nicht deutlich erkennen kann. Bei flüchtiger Untersuchung hält man die Familien für zerstreute Schwefelkörnchen, wie sie massenhaft in den Culturen durch Oxydation von H_2S sich bilden. Nur wenn die Schwefelkörnchen verschwinden, sieht man sehr schwach lichtbrechende farblose Coccen (8a). Obgleich nun die Zellen farblos sind, trage ich kein Bedenken, diesen Organismus zu den Amoebobacterarten zu rechnen, da an so winzigen Zellen, die nie in sehr dicker Lage vorhanden sind, die Färbung schwerlich merklich sein kann. In ihrem Wachsthumsmodus und den eigenthümlichen Bewegungen stimmt diese kleinste Form mit den übrigen Arten vollkommen überein. Man sieht eine Familie bald weit ausgebreitet und am Glase haftend, eine grosse Fläche bedecken, bald sich auf die halbe Grösse zusammenziehen; manchmal sind die Coccen gleichmässig weit von einander in der Familie vertheilt, bald gruppenweise genähert u. s. w. Dieser Organismus ist eine der häufigsten Erscheinungen in mikroskopischen Culturen von Schwefelbakterien. Er entwickelt sich massenhaft und überzieht mit seinen lockeren Familien alle Gegenstände in dem Tropfen. Die winzigen Zellchen hängen so fest mit einander zusammen und haften als Ganzes so fest an der Unterlage, dass sie durch keinen Strom aus der Cultur entfernt werden können.

Thiopolycoccus ruber nov. gen. et sp.

Die gestaltlosen dichten Aggregate von kleinen, runden, lebhaft gefärbten Zellen, welche man zusammen mit Amoebobacter, Lamprocystis u. s. w. findet, gehören manchmal zu dem in der Ueberschrift genannten Organismus. Nur die Beobachtung der weiteren Entwicklung dieser soliden Häufchen kann entscheiden, ob sie nicht vielleicht zu anderen rothen Zoogloea-Formen, deren Entwicklung oben geschildert ist, gehören. Die Thiopolycoccusfamilien sind, im Gegensatze zu Amoebobacter, vollkommen unbeweglich und bilden bei ihrem weiteren Wachsthum keine hohlkugeligen Zoogloeen wie Lamprocystis, sondern stellen immer grössere oder kleinere solide und ganz unregelmässige Coccen-Aggregate dar.

Am 20. Januar stellte ich einige nebeneinanderliegende, unregelmässige, lebhaft rothe Häufchen ein. (Taf. IV, Fig. 16). Während der folgenden Tage und Wochen sah ich diese sich bedeutend vergrössern, bis sie endlich einander berührten. Gegen den 20. Februar ist aus den eingestellten Häufchen ein sehr grosser etwa 0,7 mm im Durchmesser messender Körper entstanden, welcher bei schwacher Vergrösserung in Fig. 17 abgebildet ist. Seine Oberfläche war vollständig glatt, was auf eine Hülle schliessen liess, obwohl keine Gallertmembran zu sehen war. Weitere Veränderungen bestanden darin, dass dieser Körper sich allmählich auf seiner Oberfläche aufzulockern begann. Am 12. März betrug sein Durchmesser mehr als 1 mm: überall auf seiner Peripherie entstanden zahlreiche kurze Fetzen und Lappen, welche sich von demselben loslösten und in immer kleinere Häufchen zerfielen. Die Beobachtungen habe ich nicht bis zum vollständigen Zerfall des grossen Coccenaggregates fortgesetzt, zweifle aber nicht, dass dies schliesslich das Resultat des angefangenen Processes ist, wie ich es an kleineren Zoogloeen desselben Organismus wiederholt beobachtet habe. Den Uebergang der losgelösten Coccenhäufchen in den Schwärmzustand habe ich nicht beobachtet.

Den Durchmesser der einzelnen Zellen dieser Art bestimmte ich zu $1,2\ \mu$. Die Theilungen, welche ich an sehr kleinen Häufchen zu beobachten Gelegenheit hatte, erfolgten immer in einer Richtung. (Fig. 18 a—c.) Die Gruppierung des Thiopolycoccus zu körperlichen Familien hat also ihren Grund nicht in der Theilungsweise der Zellen, sondern darin, dass sie durch gegenseitigen Druck Verschiebungen bei ihrem Wachsthum erleiden, so dass sie nach allen Richtungen zu liegen kommen. Diesen Organismus habe ich in einer Cultur mit

Amoebobacter und Lamprocystis beobachtet, wobei diese letzteren in charakteristischer Weise sehr üppig wuchsen. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass Thiopolycoccus ein selbständiger Organismus ist, welcher von den erwähnten durch die constante Gruppierung seiner Zellen zu soliden Körpern verschieden ist.

Thiodictyon gen. nov.

Ebenfalls in Familien lebende Organismen mit stäbchenförmigen, oft schlank spindelförmigen Zellen. Meines Wissens bis jetzt nur bei Ray Lankester (l. c.) erwähnt, als eine Wuchsform von *Bacterium rubescens* — »reticular aggregations of plastids« — und abgebildet in Fig. 19 und 23. Die hierher gehörigen Formen findet man ziemlich selten und in ganz unbedeutenden Mengen zwischen anderen rothen Schwefelbakterien. Reineres Material in grösseren Mengen sich zu verschaffen ist hier ganz unmöglich.

Ich vermag nicht anzugeben, ob diese Organismen denen von Amoebobacter ähnliche Ruhezustände besitzen. Ich habe dieselben nie getroffen. Die zarten, fast ungefärbten Thiodictyonfamilien sind am Anfange der Cultur in dem lebhaft gefärbten Gemische verschiedener rother Bakterien überhaupt schwer aufzufinden. Nach einigen Tagen findet man um das in die mikroskopische Cultur eingeführte Stückchen der rothen Haut einige, gewöhnlich nur wenige, Thiodictyonfamilien, welche aus demselben ausgekrochen sind und schon jeder gemeinsamen Hülle entbehren. Eine eben zum Vorschein gekommene Familie stellt gewöhnlich einen länglichen, unregelmässigen Körper vor, welcher aus ein bis drei Schichten dicht und parallel aneinander gelagerter Stäbchen besteht und flach auf dem Glase ausgebreitet ist. (Fig. 16). Stellt man diese Familie ein und beobachtet sie einige Tage, so bemerkt man, dass die Stäbchen sich langsam umlagern, wobei die Grösse und Gestalt der Familie von Tag zu Tag verändert wird. Und zwar geht diese Umlagerung immer annähernd in gleicher Weise vor sich und führt zu einer sehr charakteristischen Gruppierung der Zellen. Die Stäbchen weichen zuerst auseinander, so dass in der dichten flachen Stäbchenmasse allmählich mehrere eckige Lücken entstehen (Fig. 13), oder bei kleinen Familien trennen sie sich auf einmal von einander und nehmen eine lockere Lagerung an (Fig. 16, 17). Die Umgruppierung, manchmal von nicht unbedeutenden Verschiebungen begleitet, dauert fort, bis die Stäbchen sich mit ihren Enden zu einem manchmal sehr regelmässigen, hydrodictyonähnlichen Maschenwerk

verbinden. (Fig. 14). In meinen Objectträger-Culturen erreichten diese Netze eine Grösse von mehreren Zehntel-Millimetern; ihre Zartheit und Eleganz sind schwer durch eine Zeichnung wiederzugeben.

Ist einmal die hydrodictyonartige Gruppierung zu Stande gekommen, so wächst die Familie meistens unbeweglich weiter. Sie kann sich in zwei Familien theilen, was durch Trennung der Stäbchenenden in einigen benachbarten Maschen, quer durch die Familie, bewirkt wird. (Fig. 14.) Ausser dieser gewöhnlichen Theilung gelang es mir noch, die Abtrennung kleiner, etwa 5—15 zelliger Verbände von den grösseren Familien zu beobachten, welche eine lebhaftere Beweglichkeit zeigten und sich verhältnissmässig rasch von diesen entfernten. Diese Bildung von beweglichen Familien, welche gewissermassen als ein Propagationsvorgang zu deuten ist, habe ich im Ganzen nur zwei Mal beobachtet. Am 10. December Vormittags fand ich in der nächsten Nähe der eingestellten, seit Wochen beobachteten Familie eine unzweifelhaft von derselben abstammende kleine, aus etwa 15 Stäbchen bestehende Familie (Fig. 15), welche sehr eigenartige Bewegungen ausführte. Sie war etwa mit einer kleinen, nicht ganz regelmässigen Pyramide zu vergleichen, in der die Lücken zwischen den Stäbchen die Flächen, die Stäbchenreihen die Kanten vorstellten. Ich sah dieselbe sich auf eine Ecke stellen, auf derselben sich umdrehen, dann sich umlegen und, auf eine ihrer Kanten oder Flächen sich stützend, hin und her pendeln, dann wieder sich umlegen u. s. w. Wenn sie sich immer nach derselben Richtung umlegte, so kam eine, allerdings sehr unbedeutende, rollende Ortsbewegung zu Stande. Am Abend desselben Tages, etwa nach 9 Stunden war sie ziemlich weit fortgekrochen und noch beweglich, auch nächsten Tag gegen Mittag dauerten die eigenthümlichen Bewegungen noch fort. Ihr weiteres Schicksal ist mir unbekannt. Ein zweites Mal war es eine ganz kleine Gruppe von 5 Stäbchen, die ungefähr 3 Stunden in Bewegung beobachtet und dann aus den Augen verloren wurde.

Es ist noch zu erwähnen, dass unter ungünstigen Bedingungen die Netze sich wieder in eine compacte Stäbchenmasse verwandeln können. Eine Encystirung gelang es mir indess nicht zu beobachten.

Ich habe einige Formen von Thiodictyon in meinen Objectträgerculturen beobachtet. Manche zeigten nur unbedeutende Grössenunterschiede, wie z. B. die Form der Fig. 16—17 und die der Fig. 13—15, welche ich in verschiedenen Culturen gezüchtet habe. Ich weiss nicht anzugeben, ob es distincte Formen sind; jedenfalls

ist der Unterschied zu gering, um 2 Arten aus denselben zu machen. Noch eine andere Form habe ich gelegentlich getroffen, welche von den obigen durch die elliptisch-cylindrische Gestalt ihrer Zellen verschieden war; sie ist unzweifelhaft als eine besondere Species zu betrachten. Ich habe sie nur flüchtig untersuchen können¹⁾.

Die Formen der Fig. 13—17 fasse ich als *Thiodictyon elegans* zusammen. Die Stäbchen sind schlank spindelförmig, mit scharf zugespitzten Enden, 5 μ lang, 1,7 μ dick, vor der Theilung fast doppelt so lang; nach der Theilung ist das eine Ende an der Einschnürung abgerundet, bei weiterem Wachsthum spitzt es sich wieder zu. Auch in gut wachsendem Zustande zeigen die Zellen in ihrem Inhalte die charakteristische „Vacuole“, deren Umrisse denen des Stäbchens parallel sind. Das Plasma bildet nur eine sehr schmale wandständige Schicht, in der allein (nie in der „Vacuole“) winzige, punktförmige Schwefelkörnchen eingelagert sind. Die Schwefelaufspeicherung ist immer, auch unter den dafür günstigsten Bedingungen relativ unbedeutend. Die Färbung ist so schwach, dass die Stäbchen bei gewöhnlicher Beleuchtung manchmal farblos erscheinen; wenn man aber dieselben bei starker Beleuchtung mit dem Abbé'schen Condensor ohne Diaphragma betrachtet, merkt man immer einen schwachen, aber deutlichen violetten Ton.

Thiothece gelatinosa nov. gen. et sp.

Dieser Organismus zeigt in seinem Wachstumsmodus eine vollkommene Uebereinstimmung mit der Chroococcaceen-Gattung *Aphanothece* Nägeli. Indessen wäre eine Vereinigung dieser neuen Gattung mit *Aphanothece* unstatthaft oder wenigstens verfrüht. Von dieser unterscheidet sie sich durch ihr Pigment und den Schwefelkörnergehalt, hauptsächlich aber durch die Fähigkeit der Zellen, in den Schwärmzustand überzugehen, was bis jetzt unter allen Chroococcaceen, soviel ich weiss, nur bei *Merismopedia* beobachtet worden ist.

Die Zellen zeichnen sich unter allen Schwefelbakterien durch ihre besonders dicken Gallerthüllen aus. Bei der von mir beobachteten Art sind sie kugelig bis lang cylindrisch-elliptisch; die kugeligen mit einem Durchmesser von 4,2 μ . Nach der Theilung, welche in

¹⁾ Die Abbildungen von Ray Lankester (l. c.) Fig. 19, 23 beziehen sich wahrscheinlich auf diese Art.

aufeinander folgenden Generationen immer nach einer Richtung des Raumes geschieht, werden die Zellen durch Ausscheidung von Gallerthüllen auseinandergeschoben, wobei sie sich strecken und unter einem stumpfen Winkel zu einander lagern, wie es von Nägeli für *Aphanothece* beschrieben worden ist. Bei den aufeinanderfolgenden Theilungen werden durch Gallertausscheidung von den einzelnen Zellen weitere Verschiebungen hervorgebracht, so dass die Zellen einer Familie nach allen möglichen Richtungen zu liegen kommen. Auf den Fig. 9—12 ist die Entwicklung einer Familie von 4 Zellen dargestellt, wie sie direct beobachtet wurde. (Vgl. Figuren-Erklärung.) Nach dem Stadium der Fig. 12 sah ich die Zellen in den Schwärmzustand übergehen. Das Schwärmen tritt nicht etwa dann ein, wenn eine Familie eine bestimmte Grösse erreicht hat, sondern ist wahrscheinlich von äusseren Einwirkungen abhängig, welche ich nicht näher untersucht habe. Ich habe das Ausschwärmen der einzelnen Zellen aus sehr verschieden grossen Familien direct beobachtet. Der Vorgang wird dadurch eingeleitet, dass die Zellen bedeutend lockerer als früher zu liegen kommen, was auf eine Aufquellung der Gallerte hindeutet. Darauf gehen sie, nicht alle auf einmal, sondern nach einander ziemlich regellos in den Schwärmzustand über. Eine Zelle dreht sich zuvor sehr langsam und mit langen Pausen um ihre Längsaxe, was manchmal mehrere Stunden dauert, dann rückt sie zuerst langsam von der Stelle und endlich schwärmt sie rasch davon. Einige Zellen kommen nach langem Drehen wieder zur Ruhe und bleiben an Ort und Stelle. Die Bewegung ist ein echtes, sehr lebhaftes Schwärmen, das Vorhandensein einer Cilie ist unzweifelhaft. Die Thiotheceschwärmer sind bis auf ihre Färbung gewissen Chromatien vollkommen ähnlich.

Die Färbung der Zellen ist wenig intensiv grau-violett oder schwach rosa, manchmal kamen sie mir auch gelblich oder schmutzigrünlich vor. Die Schwefelkörner sind verhältnissmässig klein, von gleicher Grösse, gleichmässig in der Zelle vertheilt. Sie liegen immer in der äussersten Plasmaschicht, unmittelbar unter der sehr dünnen Zellwand, so dass sie manchmal den Eindruck machen, als ob sie in kleinen Höckern auf der Peripherie der Zelle lägen. Diese Täuschung wird durch die starke Lichtbrechung der Körnchen verursacht, in Folge welcher sie sich von der Peripherie der Zelle scharf abheben. Diesen Organismus habe ich in jedem Material von Schwefelbakterien in unbedeutenden Mengen gefunden und lange Zeit, namentlich von Anfang März bis Ende April 1887 und von Mitte December 1887

bis Ende März 1888 cultivirt. In meinen Objectträgerculturen wuchs er verhältnissmässig rasch und überfüllte manchmal den Tropfen mit seinen grossen Zoogloeen.

Thiocapsa roseo-persicina nov. gen. und sp.

Dieser Organismus ist der Chroococcacee *Aphanocapsa* ausserordentlich ähnlich. Die Charakteristik dieser von Nägeli¹⁾: „Theilung abwechselnd in allen Richtungen des Raumes bei den successiven Generationen; Zellen kugelig, mit dicken zusammenfliessenden Hüllmembranen, welche ein meist structurloses, gallertiges Lager bilden“, ist auch vollkommen auf *Thiocapsa* anwendbar. Von der phycochromhaltigen Alge unterscheidet sich *Thiocapsa* durch Mangel an Phycochrom, ihre sehr intensive rosenrothe Färbung und ihren sehr reichen Gehalt an Schwefelkörnern. Diese sind bei geeigneten Bedingungen auffallend gross, meistens zu einem fast die ganze Zelle ausfüllenden Tropfen verschmolzen. Die grossen Schwefelkörner mit der schönen Färbung verleihen den *Thiocapsa*-Familien ein sehr charakteristisches Aussehen. Der Durchmesser der kugeligen Zellen betrug bei dieser Art 2,8 μ . — Die Wachstumsweise der *Thiocapsa*-Zoogloeen ist in den Fig. 15a—d, Taf. IV dargestellt. (Vgl. Figuren-Erklärung). Die kleine Gruppe a war am Anfang der Cultur mit einer deutlichen doppelt contourirten Membran umgeben. Dann wurde diese Membran gesprengt und die Zellen wie durch Aufquellen einer Zwischensubstanz weit auseinandergeschoben (b). Bei weiterer Vermehrung bildeten sie eine 2- bis 3-schichtige, flache, der Unterlage fest angeheftete Zoogloea, deren Ausbreitung nur nach der Seite geschah, an welcher die Membran anfangs gesprengt worden war (c, d). Ein dem obigen ähnliches locales, anscheinend durch Aufquellen der Gallerte bewirktes Auseinanderweichen der Zellen wiederholte sich bei weiterer Entwicklung von Zeit zu Zeit, was eine Anhäufung der Zellen in dicker Schicht verhinderte und eine schnelle Ausbreitung der Zoogloea in der Fläche zur Folge hatte. In der That bleiben auch sehr grosse Zoogloeen zwei- bis dreischichtig, obgleich die Zellen sich ziemlich gleichmässig nach allen Richtungen theilen. — Auf das Gesagte beschränkt sich die Entwicklungsgeschichte von *Thiocapsa*. Die Zoogloea der Fig. 15 habe ich 6 Wochen lang beobachtet, wobei sie mehrere Zehntel-Millimeter

¹⁾ Einzellige Algen S. 52.

gross wurde, es sind aber weder ein Ausschwärmen der Zellen, noch sonstige neue Entwicklungsvorgänge eingetreten. Die Schwärmfähigkeit scheint wirklich den Thiocapsazellen zu fehlen, da sie auch unter Bedingungen, wo ein massenhaftes Schwärmen der anderen Formen eintrat, vollkommen unbeweglich blieben.

Thiopedia rosea n. sp.

So nenne ich eine sehr kleine Schwefel-Merismopedia, welche sich von der spangrünen Merismopedia durch Phycochrommangel, Bacteriopurpurin- und Schwefelgehalt auszeichnet. Vielleicht ist diese Species mit *Erythroconis littoralis* Oersted und der kleinen schwefelhaltigen Merismopedia, welche Warming unter dem Namen Merismopedia littoralis Rab. beschreibt, identisch. Nach Warming entwickelt sich diese längs der dänischen Küste stellenweise so massenhaft, dass sie allein den Schlamm und das Wasser auf weite Strecken roth färbt. In meinen Culturen trat im Frühling und Sommer 1887 dieser Organismus massenhaft auf. Es gelang mir vollkommen, reines Material für meine mikroskopischen Culturen zu gewinnen und die kleine Bacterie in denselben 2 Monate hindurch (2. Juni bis 1. August) wachsen zu lassen. Sie wuchs verhältnissmässig rasch, und anfangs in minimalen Mengen eingeführt, überzog sie nach einigen Wochen Objectträger und Deckglas vollständig mit einer ununterbrochenen rothen Haut.

Das Wachsthum der rundlichen 1,1 bis 2 μ im Durchmesser haltenden Zellen besteht in einer sehr regelmässigen Streckung und Theilung nach zwei Richtungen des Raumes, wodurch die bekannten tafelförmigen Familien entstehen. Ein vom 26. bis 30. Juni continuirlich beobachteter Fall ist in Fig. 18, Taf. III dargestellt. Die Zellchen sind durch Gallertsubstanz mit einander verbunden und scheiden manchmal eine ziemlich dicke gemeinsame Gallerthülle aus. In dieser anscheinend festen Hülle werden die Zellen bei fortschreitender Vermehrung aneinandergedrückt, so dass sie gegenseitig abgeplattet und zwischen einander eingekeilt werden; daher bekommen sie manchmal eine ganz unregelmässige Form (Fig. 18h). Schliesslich wird die charakteristische Anordnung der Zellen undeutlich, die tafelförmige Familie verwandelt sich in ein Häufchen von Zellen; diese zerstreuen sich bald, indem die einzelnen Zellen ausschwärmen. In meinen mikroskopischen Culturen zerstreuten sich die Familien nach der

Bildung von nicht mehr als 10—12 Tetraden. Das Ausschwärmen der Zellen habe ich übrigens auch an ganz kleinen, aus vier oder zwei Mal vier Zellen bestehenden Familien beobachtet. Vor dem Freiwerden sieht man gewöhnlich ein Zellchen sich lange Zeit (manchmal bis eine halbe Stunde) drehen, bis es endlich mit einem Ruck frei wird. Das Schwärmen ist sehr lebhaft. Die Färbung der Zellen ist sehr schwach, nur in dickerer Schicht deutlich rosenroth. Die Einlagerung und Auflösung der Schwefelkörnchen geht ganz ausserordentlich intensiv vor sich. Es bedarf nur eines etwa viertelstündigen Auswaschens mit H_2S -Flüssigkeit, um völlig schwefelfreie Zellen mit Körnchen vollzustopfen. Sie sehen dann vollständig schwarz und undurchsichtig aus (Fig. 18 g); nach 24 Stunden ist manchmal diese ganze Schwefelmenge aus den Zellen verschwunden. (Fig. 18 h).

Chromatium.

Die hierher gehörigen schönen, grossen Bakterien sind schon von Ehrenberg entdeckt und seitdem von vielen Forschern an sehr verschiedenen Orten aufgefunden und beschrieben worden¹⁾. Sie scheinen überall verbreitet zu sein, gelangen aber nur unter den speciellen ihnen zusagenden Bedingungen zu einer ansehnlichen Entwicklung.

Die Gattung Chromatium ist von Perty²⁾ aufgestellt worden, der unter diesem Namen cylindrische, roth, violett und grün gefärbte Monadenformen vereinigte. Neuerdings fasste Schröter³⁾ ausschliesslich cylindrisch-elliptische, roth-violette, Schwefelkörner führende Bakterien als Chromatium zusammen. Ich folge hier seinem Beispiele.

Cohn beschreibt die betreffenden Bakterien als Monasarten und unterscheidet in dem ihm zugänglich gewesenen reichen Material folgende Species: 1) *Monas Okenii*, von kurz cylindrischer Gestalt mit abgerundeten Enden, meist schwach gebogen. Die Länge variirt je nach den Theilungszuständen zwischen 7,5 und 15 μ , Querdurchmesser bis 5 μ . 2) *Monas vinosa*, klein, kugelig oder oval, Durchmesser 2,5 μ , Färbung blassroth, 3) *Monas Warmingii*, in Gestalt der *Monas Okenii* ähnlich, nur etwas grösser, von blassrother

¹⁾ Vergl. Litteratur in den citirten Werken von Cohn und Zopf.

²⁾ Zur Kenntniss kleinster Lebensformen. Bern 1852.

³⁾ Kryptog. Flora v. Schlesien. Bd. III. Pilze. Bearb. v. Schröter.

Färbung und nur an den abgerundeten Enden mit dunkelrothen Körnchen erfüllt.

Die mannigfaltigen Formen, welche Warming an der dänischen Küste in süßem und brakischem Wasser fand, sind (l. c.) auf Taf. VII, Fig. 1 in sehr schönen Zeichnungen dargestellt. Alle diese ovalen, kurz- und langcylindrischen, spindelförmigen, gekrümmten, stab- bis kurzfadenförmigen Bakterien, deren Länge zwischen $5\ \mu$ und $80\ \mu$, deren Breite zwischen 3 und $7\ \mu$ variirt, vereinigt Warming in eine einzige Art *Monas Okenii*. Die Cohn-Ehrenberg'schen Arten *Monas vinosa*, *Monas Warmingii*, *Rhabdomonas rosea* hält Warming für Entwicklungsstadien seines pleomorphen *Bacterium sulfuratum*.

Zopf bildet die Chromatiumformen auf seiner Taf. V (l. c.) als coccen-, kurzstäbchen-, und langstäbchenartige Schwärmer der *Beggiatoa roseo-persicina* ab. Er giebt aber gar nichts von mikroskopischen Culturversuchen an, bei welchen er die Entstehung der Chromatien entweder aus den Fäden der *Beggiatoa roseo-persicina*, oder aus den zahlreichen ihr zugerechneten Zoogloeaformen direct beobachtet haben könnte.

Während der zwei Jahre, in denen ich mich mit Schwefelbakterien beschäftigte, habe ich die Chromatien von allen rothen Schwefelbakterien wohl am längsten in mikroskopischer Cultur gehabt, da ich nicht nur ihre Entwicklung wiederholt untersuchte, sondern auch hauptsächlich mit diesem Material ernährungsphysiologische Versuche anstellte. Dazu eignen sie sich am besten, da sie sich leichter in grösseren Mengen, manchmal auch rein, gewinnen lassen. Was die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Chromatiumformen im Allgemeinen betrifft, so ist darüber nicht viel zu sagen: ihre oval-elliptischen, sehr intensiv gefärbten und schwefelreichen Zellen sind zeitlebens frei und schwärmfähig und nur senkrecht zum Längsdurchmesser theilbar.

Die Frage, ob diese charakteristischen einfachen Organismen nicht durch besondere Culturbedingungen in eine der oben beschriebenen Familien bildenden Formen umgezüchtet werden können, suchte ich durch fortgesetzte mikroskopische Cultur zu entscheiden. Trotz variirter Ernährung gelang es mir aber doch nie, auch nur eine einzige Beobachtung zu machen, welche auf einen genetischen Zusammenhang der ersteren mit der letzteren hindeuten könnte. Verfolgt man an ruhenden Exemplaren das Wachsthum von *Chromatium Okenii*, *Chromatium vinosum* und anderen, so sieht man nichts als eine Einschnürung und Theilung in zwei gleiche Hälften, wenn das Individuum

durch fortgesetzte Streckung eine bestimmte Länge erreicht hat. Die beiden Hälften bleiben meistens nur so lange verbunden, als sie unbeweglich sind, seltener, bis sie sich wieder zu ihrer doppelten Länge gestreckt haben. Ketten von vier Zellen sind aber schon eine sehr seltene Erscheinung. Es kommt nie zur Bildung von Familien oder Zoogloeen. Die dichten Gruppen von ruhenden Chromatien, welche man häufig in Culturen findet, sind keine Zoogloeen, da eine gemeinsame Gallerthülle nicht zu sehen ist; für deren Abwesenheit spricht auch die Thatsache, dass vielfach einzelne Individuen sowohl in der Mitte, wie in der Peripherie der Anhäufung ungehindert und schnell wieder zu schwärmen beginnen. Als Resultat mehrere Male wiederholter langwieriger Untersuchungen stelle ich also fest, dass die Chromatiumarten mit den anderen rothen Schwefelbakterien in keinerlei genetischem Zusammenhange stehen. Unter diesen Bakterien bilden die Chromatien vielmehr eine gesonderte, mehr den Flagellaten sich nähernde Gruppe von Organismen; während die übrigen den Chroococcaceen sehr nahe verwandt sind.

Viel schwieriger gelang es mir in der Frage, ob die zahlreichen, fast nur nach ihrer Grösse von einander verschiedenen Chromatiumformen constante Arten sind, ins Klare zu kommen. Abgesehen von älteren Autoren unterscheidet nur Cohn mehrere Species, während andere nur eine einzige, Chromatium (Monas) Okenii, annehmen. Meine Figuren 1—8, Taf. IV können keine Vorstellung von der Mannigfaltigkeit der Chromatiumgestalten geben, da ich nur die Formen, welche ich häufig getroffen und längere Zeit cultivirt habe, abbilde. Vergleicht man auch dazu noch die Abbildungen von Cohn, Warming und Zopf, so wird doch die Fülle von mannigfaltigen Chromatiumformen noch lange nicht erschöpft.

Will man sich von der Constanz bzw. Inconstanz dieser Formen durch Cultur überzeugen, so treten dem grosse Schwierigkeiten entgegen, denn eine Isolirung gelingt nicht. Auch das von mir bei dieser Untersuchung stets mit Erfolg benutzte Verfahren der Fixirung und dauernden Beobachtung von einzelnen Exemplaren findet hier nur eine sehr beschränkte Anwendung, da die Chromatien gewöhnlich nicht lange an Ort und Stelle ruhig liegen bleiben. Man kann hier also nicht, von wenigen Individuen ausgehend, die Wachsthumsvorgänge durch mehrere successive Generationen hindurch verfolgen, sondern man ist auf mehr fragmentarische Beobachtungen angewiesen. Ich suchte mir nun dadurch zu helfen, dass ich die Zahl derselben sehr anhäufte. Es gelang mir in seltenen Fällen, einige Exemplare bis zu

5 Tagen in Beobachtung zu behalten, meistens aber nicht länger als 24 Stunden. Während 24 Stunden erfolgt gewöhnlich eine Theilung, manchmal schicken sich auch die Zellen schon zu einer zweiten an. Stellte ich jedesmal eine grosse Zahl von Exemplaren ein, so blieb ein Theil davon noch 24 Stunden unverrückt liegen, und ich konnte die stattgefundenen Theilungen leicht erkennen. Ich versuchte dann, einige der entstandenen Tochterzellen weitere 24 Stunden zu beobachten, was manchmal auch gelang. Jedesmal mass und skizzirte ich die Zellen am Anfang und Ende der Beobachtung. Aus dem sorgfältigen Vergleiche einer grossen Anzahl solcher Skizzen und Messungen, die überdies noch an verschiedenem Material und zu verschiedenen Zeiten ausgeführt wurden, hat sich das constante Vorkommen einer Reihe von Formen ergeben, welche sich unter Beibehaltung ihrer resp. Dimensionen fortpflanzen, da die Theilungen nur dann eintreten, wenn die Zellen eine für jede Form bestimmte Grösse erreicht haben. — Für den Leser, welcher an die Plasticität der Bacterienformen glaubt, muss ich noch betonen, dass es sich bei den beobachteten Formunterschieden nicht um unmittelbare Substrateinwirkungen handeln kann, da die verschiedenen Formen bei vollkommen gleichen Bedingungen, in einer und derselben mikroskopischen Cultur nebeneinander die ihnen eigenthümlichen Merkmale behalten. Ob sie durch geeignete Cultur in einander umgezüchtet werden können, weiss ich nicht. Es liegen aber weder mir, noch anderen Forschern solche Beobachtungen vor. Ich muss also bis auf Weiteres die in der Cultur, mehr oder weniger lange Zeit, sich constant verhaltenden Formen als Arten auffassen. Natürlich können auch hier, wie bei den Beggiatoen, nur die schärferen Merkmale zur Species-Charakteristik benutzt werden; solche, wie etwa ganz unbedeutende Grössenunterschiede können unmöglich berücksichtigt werden.

In geeigneten Bedingungen lagern die Chromatien rasch und reichlich Schwefel in ihren Zellen ab. Bei sehr schwefelreichen Exemplaren fliessen die Schwefeleinschlüsse zu grossen Tropfen zusammen. Sehr charakteristisch für die Chromatien ist die Lage der Schwefelkörner: sie werden mit Vorliebe in der Mitte des Zellenlumens abgelagert, während die peripherischen Plasmaschichten meist körnerfrei¹⁾ sind. Nur wenn die Zellen mit Schwefel überfüllt sind, findet man auch hier Körner.

¹⁾ Diese Lagerung der Körner tritt auch auf den Zeichnungen von Zopf und Warming sehr schön hervor.

Oben schon wurde erwähnt, dass die Chromatien zu jeder Zeit bewegungsfähig sind. Der Grad der Beweglichkeit ist aber ganz ausserordentlich verschieden. Manchmal herrscht in der Cultur ein fast sinnverwirrendes Treiben, überall wimmelt es von äusserst lebhaft dahinjagenden Schwärmern; sieht man einzelne Zellen sich auf der Unterlage ansetzen, so ist das nur eine kurze Unterbrechung des Schwärmens, nach einigen Minuten sind sie wieder fort! Ein anderes Mal hat man in derselben Cultur ein diametral entgegengesetztes Bild — kein einziger Schwärmer, überall vollkommene Ruhe. Zwischen diesen Extremen variirt die durchschnittliche Beweglichkeit der Zellen von Tag zu Tag und selbst von Stunde zu Stunde. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Bewegungen hier nicht etwa nur in einem bestimmten Entwicklungsstadium eintreten, sondern ausschliesslich durch äussere Einwirkungen hervorgerufen werden. Zu den die Bewegungen bedingenden Ursachen gehe ich jetzt über.

Ueber diese Frage hat Engelmann im Jahre 1882 eine interessante Untersuchung veröffentlicht¹⁾. Wie bereits erwähnt, ist sein *Bacterium photometricum* nichts anderes, als eine Reihe von kleinen Chromatiumformen, welche ungefähr den in meinen Fig. 5—8, Taf. IV dargestellten entsprechen. Nach ausgedehnten Versuchen kommt Engelmann zu dem Resultate, dass die Bewegungen der Chromatien überhaupt nur durch Licht erweckt werden und bei Abschluss von Licht erlöschen. Der Fall ist insofern sehr merkwürdig und bis jetzt einzig in seiner Art, als das Licht hier geradezu als unentbehrliche Bedingung der Bewegungen auftritt, der Wärme, dem Sauerstoff, überhaupt anderen äusseren Factoren kaum eine Wirkung zukommt. Intensives Licht regt sofort oder binnen wenigen Minuten die Bewegungen an, schwächere Beleuchtung erfordert dazu etwas längere Zeit. Im Dunkeln dauern die Bewegungen infolge „photokinetischer Nachwirkung“ bloss kurze Zeit: im Allgemeinen schien die Bewegung um so später aufzuhören, je länger und namentlich auch je stärker zuvor beleuchtet worden war. Bezüglich weiterer sehr auffallender Ergebnisse der Engelmann'schen Untersuchung muss ich auf das Original verweisen.

Natürlich war es mir höchst interessant, diese von Engelmann als sehr handgreiflich beschriebene Lichtwirkung an dem mir zu Gebote stehenden reichen Material zu prüfen. Mehrere Beobachtungen, welche ich über das Verhalten der Chromatien in am Licht und im

¹⁾ *Bacterium photometricum*. Ein Beitrag zur Kenntniss der Licht- und Farbenperception bei den niedersten Organismen. Pflüger's Archiv 1882.

Dunkeln stehenden Culturen gemacht habe, liessen sich nämlich nicht gut mit den Engelmann'schen Angaben in Einklang bringen. In der rothen Haut, welche die Lichtwand der Gefässe überzieht, findet man z. B. fast ausschliesslich unbewegliche Exemplare; es gelingt leichter Schwärmer zu finden, wenn man Proben vom Boden des Gefässes oder von der dem Fenster abgekehrten Seite entnimmt. Dies schien darauf hinzuweisen, dass stärkere Beleuchtung das Festsetzen der Chromatien begünstigt, wie es von Strasburger¹⁾ für mehrere Algen-schwärmer nachgewiesen worden ist. — Meine Objectträgerculturen hielt ich mehrere Monate lang in einer feuchten Kammer 0,5 m vom Fenster entfernt, immer genau an derselben Stelle. Trotzdem sah ich verschiedene Chromatiumformen je nach den Ernährungsbedingungen bald mehrere Tage lang vollkommen unbeweglich bleiben, bald äusserst lebhaft schwärmen und dann wieder zur Ruhe kommen u. s. w. Weiter habe ich auch das Eintreten eines äusserst lebhaften Schwärmens im Dunkeln beobachtet: am 1. Juli 1887 habe ich grosse Stücke einer aus einer sehr kleinen Chromatiumform bestehenden rothen Haut in einen kleinen Kolben, welcher 200 cc Brunnenwasser mit Gyps und einigen Tropfen einer verdünnten Fleischextract-Lösung enthielt, gebracht und lose verschlossen im Dunkeln stehen lassen. Mehrere Tage blieb die Flüssigkeit klar und liess keinen H_2S -Geruch erkennen; die rothen Massen blieben vollständig unverändert am Boden liegen. Nach dreiwöchentlichem Stehen im Dunkeln, wobei ich zuletzt den Zustand der Cultur nicht mehr controlirte, fand ich plötzlich am 21. Juli die Flüssigkeit ganz roth; vom Boden stiegen dichte rothe Wolken, welche aus äusserst lebhaft beweglichen Chromatien bestanden, die rothen Massen hatten sich im Wasser fast vollständig zertheilt; die Flüssigkeit roch sehr deutlich nach H_2S .

Diese Beobachtungen wiesen schon deutlich darauf hin, dass das Licht keine unentbehrliche Bedingung für das Zustandekommen der Bewegungen ist und jedenfalls nicht immer die von Engelmann angegebene Reizwirkung ausübt. Ich bemühte mich nun, diese einmal zu sehen und setzte Gruppen von unbeweglichen Chromatien in Culturen, wo sonst ein ziemlich lebhaftes Schwärmen herrschte, hellem Tageslichte oder einem durch Sammellinse und Abbé'schen Condensor concentrirten Lampenlichte aus; während einer Exposition von 15 Minuten bis zu einer Stunde sah ich aber entweder keine, oder nur sehr wenige Zellen beweglich werden. Kein einziges Mal ist es mir

¹⁾ Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878.

gelungen, eine den Angaben von Engelmann entsprechende, unmittelbar und rasch die Bewegungen anregende Wirkung des Lichtes deutlich zu sehen. Dann richtete ich Objectträgerculturen von gleichem Material ein und hielt einen Theil constant im Dunkeln, andere am Lichte; während der ersten Tage war bei richtiger Behandlung gewöhnlich kein deutlicher Unterschied in der Beweglichkeit der Chromatien zu bemerken; erst allmählich nahm die Beweglichkeit in den Dunkelculturen ab, erlosch aber selten früher als nach 10 Tagen. Die Versuche habe ich sowohl mit in meinen Culturen gezüchtetem Material, wie mit dem, welches Dr. Engelmann selbst im Sommer 1887 Herrn Professor de Bary mitzutheilen die Güte hatte, ausgeführt.

Die Ursache des Widerspruches ist mir unklar geblieben; vielleicht liesse sich die von Engelmann beschriebene Lichtwirkung auf eine Sauerstoffausscheidung von Seiten der kleinen, im Tropfen zerstreuten, grünen Bacterien zurückführen.¹⁾ Doch giebt Engelmann an, dass keine grünen Organismen dabei waren. Vielleicht zeigen auch die Chromatien nur äusserst selten unter unbekannten Umständen dies Verhalten. Das können indess nur künftige Untersuchungen entscheiden.

Die als Bewegungsreize hier wirkenden Factoren gelang mir auch nicht mit Sicherheit zu ermitteln, obgleich es mir ausnahmslos glückte, durch ein bestimmtes Verfahren die Bewegungen hervorzurufen und zu unterhalten. Es liessen sich dabei aus dem Verhalten der Schwärmer auch wahrscheinliche Schlüsse ziehen über die hier thätigen Reizwirkungen.

Entnimmt man aus einer Massencultur ein Häufchen von unbeweglichen Chromatien und hält es in der Mitte eines mit Deckglas bedeckten Tropfens auf dem Objectträger, so sieht man, gleichviel ob man die Cultur im Lichte oder Dunkeln hält, keine Bewegungen eintreten, so lange man nicht H_2S -haltiges Wasser zuführt. Wo man früher so gut wie keine Bewegung antraf, hat man jetzt, bei H_2S -Zusatz, eine Menge von lebhaft schwärmenden Exemplaren. Die Beweglichkeit tritt manchmal bald nach der H_2S -Zufuhr, manchmal aber erst nach zwei oder drei Mal 24 Stunden ein, während welcher man die Cultur ein Mal täglich mit stark H_2S -haltigem Wasser auswäscht. Bei diesem Verfahren hält die Beweglichkeit, einmal im Gange, ununterbrochen an, ist aber auch dann grossen Schwankungen unterworfen. Meistens ist nur ein Theil beweglich, manchmal aber tritt ein allgemeines, äusserst lebhaftes Schwärmen ein, welches blos einige Stunden

¹⁾ Vgl. S. 44 und 51.

andauert. Nach Zusatz von H_2S (was ich morgens etwa um 10 Uhr that) war zunächst jedesmal eine Beruhigung, manchmal in sehr schlagender Weise, zu bemerken; gegen Abend war die Beweglichkeit in Zunahme begriffen und am nächsten Morgen erreichte sie ihr Maximum; nach erneuter Zugabe von H_2S wiederholte sich dann der beschriebene Gang. Damit steht im Einklange, dass, wenn man nicht ein Mal, sondern zwei bis drei Mal täglich H_2S -haltiges Wasser zugiebt, sich bald eine sehr bedeutende Abnahme der Beweglichkeit bemerkbar macht, und das erwähnte Morgenmaximum nicht mehr hervortritt. Man sieht dann die Chromatien sich um die grünen Bakterienmassen ansammeln oder in dieselbe sich einbetten und ruhig liegen bleiben. Es wirkt also Schwefelwasserstoff einerseits scheinbar anregend auf die Bewegungen, da dieselben ohne ihn nicht von Statten gehen, andererseits aber unzweifelhaft auch hemmend. Dieser scheinbare Widerspruch findet darin seine Erklärung, dass eine H_2S -Zugabe in zweifacher Weise wirksam ist: H_2S -Wirkung einerseits, Sauerstoffentziehung andererseits. Der Sauerstoffgehalt im Culturtropfen ist bei den erwähnten Culturbedingungen grossen Schwankungen unterworfen: unmittelbar nach Zufuhr von H_2S -haltiger Flüssigkeit gleich Null, nimmt er allmählig zu, indem der Sauerstoff langsam mit der Zersetzung des H_2S in die Flüssigkeit eindringt und zuletzt, nach vollständiger Oxydation desselben, frei in alle Schichten der Flüssigkeit diffundirt¹⁾. Hand in Hand mit dem Eindringen des Sauerstoffes nimmt auch die Beweglichkeit der Chromatien zu. Sie verlassen dann meistens die grünen Zoogloeen und schwärmen scheinbar ordnungslos nach allen Richtungen hin und her. Diese, mit verschiedenen grossen und kleinen Chromatien mehrere Male wiederholten Beobachtungen, machten mir die Annahme sehr wahrscheinlich, dass in der Sauerstoffwirkung die Ursache der Bewegungen zu suchen ist.

Es entsteht aber die Frage: Warum wirkt der Sauerstoff nur dann als Bewegungsreiz, wenn er einen erschwerten periodischen Zutritt zu den in H_2S -haltigem Medium befindlichen Chromatien findet, und bleibt wirkungslos bei beständiger freier Zufuhr? Die Erklärung dieses Verhaltens liegt nahe. Es ist schon oben auseinandergesetzt²⁾,

¹⁾ Dass das Eindringen von Sauerstoff in einen mit Deckglas bedeckten Tropfen von H_2S -haltigen Wasser wirklich sehr langsam geschieht, beweist die Thatsache, dass ein Niederschlag von Schwefeleisen darin sehr langsam von Aussen nach Innen fortschreitend oxydirt wird; nach 24 Stunden ist er noch im Centrum des Tropfens unverändert, d. h. schwarz.

²⁾ S. 50—53.

dass die Chromatien, wie alle rothen Schwefelbakterien überhaupt, nur unter der Bedingung eines sehr beschränkten Sauerstoffzutritts gut gedeihen, ja leben können. Bei dauerndem ungehinderten Luftzutritt verfallen sie leicht in einen krankhaften Zustand. Ihre Reizbarkeit wird natürlich erheblich vermindert oder geht mit der Zeit vollständig verloren. In einer H_2S -haltigen Flüssigkeit bleiben sie dagegen gesund und reizbar und zwar nicht nur deshalb, weil durch H_2S das Eindringen von Luft in die Flüssigkeit verhindert wird, sondern auch, da derselbe zur normalen Ernährung der Schwefelbakterien unbedingt nöthig ist. Unter diesen Bedingungen lässt sich eine, je nach den zugeführten Mengen, anlockende oder abstossende Wirkung des Sauerstoffes manchmal sehr deutlich beobachten. Uebersteigt nun der Sauerstoffgehalt eine gewisse Grenze, dann tritt ein allgemeines, äusserst lebhaftes und unruhiges Schwärmen ein, die Chromatien verlassen die Nachbarschaft der grünen Organismen und suchen offenbar minder sauerstoffreiche Schichten der Flüssigkeit auf. Wenn man sie auch weiter nicht vor Sauerstoffwirkung auf irgend welche Weise schützt, so werden sie allmählich, und zwar für diesmal dauernd unbeweglich, wobei sie auch ihr Wachsthum einstellen und die charakteristische Verfärbung zeigen.

Die Frage, ob das Licht einen richtenden Einfluss auf die Bewegungen der Chromatien ausübt, wird von Engelmann in seiner erwähnten Untersuchung verneint. Doch macht schon ihr Verhalten in Massenculturen, das constante Ansammeln auf der Lichtseite der Gefässe, sehr wahrscheinlich, dass sie in der Richtung des Lichteinfalls sich bewegen. Man überzeugt sich in der That, dass diese Organismen phototactisch sind. Und zwar tritt eine positive Phototaxis sehr deutlich hervor, wenn man in einer Objectträgercultur ein allgemeines lebhaftes Schwärmen hervorruft (wie oben beschrieben), plötzlich stark H_2S -haltiges Wasser zuführt, und dann den Objectträger vom Fenster etwa 0,5—1 m entfernt liegen lässt. Binnen kurzer Zeit entsteht dann auf der Fensterseite des Tropfens eine starke Ansammlung, welche schon mit blossem Auge als lebhaft pfirsichblüthroth gefärbter Saum sichtbar ist¹⁾, der aus äusserst dicht zusammengedrängten Chromatien besteht, welche schon zur Ruhe gekommen

¹⁾ Dieser Saum wird aber nie dicht am Deckglasrande gebildet, sondern in einer Entfernung von 1—1,5 mm. Die peripherische Zone ist ganz frei von Chromatien; die luftreichen Schichten der Flüssigkeit werden wie immer von denselben vermieden, und der Einfluss der einseitigen Beleuchtung vermag nicht dieser Abneigung Herr zu werden.

sind und sich auf dem Objectträger und der Unterfläche des Deckglases in einer Schicht festgesetzt haben. Dreht man den Tropfen, sobald die Zellen sich an der Lichtseite angesammelt haben, horizontal um 180° , so wandern jene zunächst nicht nach der Fensterseite hinüber; es müssen wieder besondere Umstände eintreten, um die festsitzenden Zellen zum Schwärmen zu bewegen; tritt das ein, so gelingt es wieder, durch H_2S -Zusatz eine Ansammlung auf der Fensterseite hervorzubringen. In schwach H_2S -haltigem oder H_2S -freiem Wasser verhalten sich die Chromatien nicht oder nur undeutlich positiv phototactisch; eine negative Phototaxis konnte ich auch nicht mit Sicherheit beobachten; die Schwärmer scheinen dann vielmehr sich zum Lichteinfall indifferent zu verhalten. Die Versuche werden dadurch sehr erschwert, dass die Chromatien immer eine Neigung sich festzusetzen haben und, einmal festsitzend, nur unter besonderen Einwirkungen das Schwärmen wieder beginnen.

Noch eine andere eigenthümliche Lichtwirkung hat Engelmann an den Chromatiumschwärmern beobachtet, nämlich ihre äusserst heftige Reaction auf plötzliche Abnahme der Lichtintensität: ruhig in bestimmter Richtung sich bewegende Zellen können durch plötzliche Beschattung momentan zum Stillstande gebracht werden, wobei sie manchmal eine Strecke weit zurückschrecken und kreiselförmig sich drehen, um wieder nach einem Augenblick ihre Bewegung fortzusetzen. Diese „Schreckbewegungen“, wie sie Engelmann nennt, hat schon früher Strasburger an Botrydium- und Bryopsischwärmern beobachtet, und zwar fällt die Erschütterung bei den ersteren mit einer plötzlichen Verminderung, bei den letzteren mit einer plötzlichen Erhöhung der Lichtintensität zusammen¹⁾. Die Chromatien reagiren wie Botrydium nur auf eine plötzliche Beschattung, nicht auf eine plötzliche Beleuchtung, wie schon Engelmann angiebt. Die Empfindlichkeit, welche sie dabei zeigen, und die Heftigkeit der Reaction sind wirklich höchst merkwürdig anzusehn. Selbst die leichteste und schnell vorübergehende Verdunklung, welche dadurch bewirkt wird, dass man mit einem Streifen Papier rasch vor dem Mikroskopspiegel vorbeifährt, ruft die „Schreckbewegung“ hervor. Der Effect ist dabei auch gar nicht kleiner, als der durch plötzliche, vollständige Verdunkelung des Gesichtsfeldes erzielte. Auf den Grad der Verdunkelung kommt es also nicht an, nur muss diese plötzlich eintreten. Im Momente, wo der Schatten den Schwärmer berührt, zeigt er die oben

¹⁾ Wirkung des Lichtes auf Schwärmsporen. S. 25.

beschriebene Reaction, um im nächsten Augenblick wieder davon zu schwärmen, aber nicht in derselben, sondern in meist genau entgegengesetzter, immer sehr veränderter Richtung. Diese wird zunächst nicht durch das Licht beeinflusst: holt man einen Schwärmer mit dem Schatten von hinten ein und berührt ihn mit dem Schattenrande, so kehrt er um und läuft zunächst tiefer in den Schatten hinein. Erst nach einigen Augenblicken beschreibt er einen sanften Bogen und steuert wieder gegen den beleuchteten Theil des Gesichtsfeldes hin; der Uebergang in denselben vollzieht sich ganz ruhig. — Ueberhaupt ist es für die Wiederaufnahme und Richtung der Bewegung nach der Reaction vollständig gleichgültig, ob man den Schwärmer im Schatten lässt oder wieder beleuchtet; im vollständigen Dunkeln wie am Lichte geht die Bewegung nach der Erschütterung in ganz gleicher Weise weiter vor sich. Umgekehrt, wenn man den Schwärmer abwechselnd beschattet und beleuchtet, so tritt die Erschütterung jedesmal bei der Beschattung ein, und zwar nimmt die Empfindlichkeit gegen die vorübergehende Beschattung in keiner Weise ab, so oft und rasch man dieselbe einwirken lässt. Schwenkt man einen Streifen Papier in raschem Tempo vor dem Mikroskopspiegel, so werden alle das Gesichtsfeld durchziehenden Schwärmer dadurch aufgehalten, indem sie sich in gleichem Tempo mit der Handbewegung hin und her werfen und gar nicht vorrücken können. Geradezu komisch ist, dass manchmal ein dadurch in seiner Bewegung verhindertes Individuum nach einem Kampfe von einigen Minuten an Ort und Stelle zur Ruhe kommt.

Dass manche Chromatiumarten mit einer langen Cilie ausgestattet sind, wurde schon von Ehrenberg gesehen. Ob aber diese Cilien als Bewegungsorgane functioniren, darüber haben sich die Beobachter nicht bestimmt ausgesprochen. Es wird vielleicht nicht ohne Interesse sein, über diese Frage hier ein paar Worte zu sagen, umsomehr, da die Bedeutung der Cilien als Bewegungsorgane bei den Bacterien überhaupt neuerdings in Zweifel gezogen worden ist. Bei ruhenden Chromatien ist eine Cilie verhältnissmässig selten zu sehen; höchst wahrscheinlich wird sie eingezogen. Schickt sich ein Individuum zur Bewegung an, was man an kleinen Zuckungen erkennt, so ist eine Cilie regelmässig zu finden. Da ganze Gruppen oft fast zu gleicher Zeit das Schwärmen antreten, so findet man in der Nachbarschaft von zuckenden Exemplaren noch ganz unbewegliche, die aber ihre Cilien schon ausgestreckt haben. Den Uebergang in den Schwärmzustand kann man an diesen von Anfang bis zu Ende beobachten. Die Cilie,

welche korkzieherartig gewunden ist, beginnt sich langsam zu drehen, ungefähr eine bis zwei Drehungen in der Secunde zu machen. Dabei bleibt die Zelle noch vollkommen unbeweglich. Ruhende Chromatien sitzen gewöhnlich so fest auf der Unterlage, dass es wahrscheinlich einer erheblichen bewegenden Kraft bedarf, um eine Zelle von der Unterlage abzureissen. Die Drehungen der Cilie werden allmählich schneller, man sieht sie aber noch deutlich; nach einigen unbedeutenden Zuckungen beginnt die Zelle zu wackeln, aber zuerst nur mit dem Ende, an welches die Cilie angeheftet ist. Endlich macht die Zelle einige Umdrehungen, dann erst rückt sie etwas vor und schwärmt plötzlich unter rascher Drehung rasch davon; die Cilie ist dabei unsichtbar, man sieht nur einen Wirbel an dem Ende, wo die Cilie früher zu sehen war. Es ist also unzweifelhaft, dass die Cilie hier als Bewegungsorgan wirkt. Bei den kleinen Chromatiumformen ist eine Cilie schwer nachzuweisen. Es ist aber auch ohne Präparation unzweifelhaft, dass sie eine besitzen, da die Art des Uebergangs in den Schwärmzustand und die Bewegung selbst bis auf kleinste Einzelheiten denen der grossen Formen ähnlich ist.

Ich gehe jetzt zu der Beschreibung der einzelnen Arten über. Aus der endlosen Reihe der von mir beobachteten Formen habe ich die folgenden längere Zeit in mikroskopischer Cultur gehabt.

Chromatium Okenii Perty (*Monas Okenii* Ehrenberg.)
Taf. IV, Fig. 3, 4. Cohn, welcher diese Art genau untersucht hat, giebt eine Zellenlänge von 7,5 bis 15 μ je nach den Theilungszuständen an. Eine den von Cohn angegebenen Dimensionen ziemlich genau entsprechende Form habe ich nicht selten gefunden und lange Zeit cultivirt. Die von mir genau gemessenen Exemplare waren unmittelbar vor der Theilung 15,3 μ lang, nach der Theilung 8 μ bei einer maximalen Dicke von 6—6,3. Als Beispiel für die Theilungsvorgänge dieser Art kann der Fall der Fig. 3, Taf. IV, dienen. (Vergl. Figurenerklärung). Die Gestalt der Zellen variirt in geringem Grade: unter den längeren sind mehr oder weniger gekrümmte (wie der Schwärmer der Fig. 4) zu finden, oder ganz gerade; die kurzen sind manchmal eiförmig, manchmal mehr cylindrisch u. s. w. Die Färbung ist in günstigen Wachsthumbedingungen sehr lebhaft.

Eine bedeutend kleinere Form entspricht in ihren Dimensionen fast vollkommen dem *Chromatium Weissii* von Perty

$\left(\frac{1}{200} - \frac{1}{400}'''' \text{ oder } 5,7 - 11,4 \mu\right)$ sie soll daher unter diesem Namen hier figuriren. Ihre Zellen habe ich bei einer Dicke von $4,2 \mu$ in den entsprechenden Theilungszuständen von $5,7 - 5,9 \mu$ bis zu $11 - 11,5 \mu$ lang gefunden. Die Theilungsvorgänge sind in den Figuren 1 und 2, Taf. IV dargestellt. Die drei Exemplare der Fig. 1 wurden eines Tages um 4 Uhr Nachmittags fixirt (a). Sie zeigten noch keine Spur einer Einschnürung und waren $10 - 11 \mu$ lang; gegen Abend waren sie schon getheilt und etwas eingeschnürt (b); am nächsten Morgen früh traf ich sie, als die Schwesterzellen sich eben von einander getrennt hatten; zwei von ihnen zeigten Cilien und schickten sich zum Schwärmen an. Wenn die Trennung wie in diesem Falle bald nach der Theilung infolge des Beweglichwerdens der Schwesterzellen erfolgt, so ist die Gestalt dieser zunächst eine kurz eiförmige, mit etwas abgeplattetem, dickerem Ende (Fig. 1 c). Bei weiterem Wachsthum verjüngt sich dieses Ende und wird wie das andere. Wenn die Schwesterzellen aber nicht in den Schwärmzustand übergehen, sondern, ohne ihre Lage zu verändern, weiter wachsen, so erfolgt die Abtrennung ganz allmählich, indem die anfangs an der Theilungsfläche gegenseitig abgeplatteten Enden sich immer stärker wölben. Als Beispiel kann der Fall der Fig. 2 a, b dienen. Die Bildung von kurzen eiförmigen Zellen wird in diesem Falle gleichsam übersprungen oder sie fällt wenigstens dem Beobachter nicht auf. Diese kleinen Zellchen sehen so verschieden aus von den in verschiedenen Stadien der Streckung befindlichen, lang elliptisch-cylindrischen, etwas gekrümmten Zellen, dass man geneigt ist, jene für eine besondere Form zu halten, wenn man die Theilungsvorgänge nicht beobachtet hat. — Diese Art scheint mir viel verbreiteter zu sein als die vorige. In allen meinen Culturen der rothen Bakterien, die ich mit verschiedenem Material anstellte, fand ich sie jedesmal¹⁾. Zu verschiedenen Zeiten — im November-December 1886, im Sommer 1887, endlich ununterbrochen vom December bis März 1888 — beobachtete ich diesen Organismus in mikroskopischen Culturen; die dabei jeweils vorgenommenen Messungen und zahlreichen bei derselben Vergrößerung ausgeführten Skizzen haben die Constanz dieser Form aufs Deutlichste ergeben.

Beim Untersuchen von verschiedenem Material habe ich auch „Uebergangsformen“ zwischen *Chromatium Okenii* und *Chromatium*

¹⁾ Sie war massenhaft vorhanden in dem Jenaer Material, welches mir Dr. Büsgen drei Mal zuzusenden die Güte hatte, ebenso in dem dänischen. Auch fand ich sie mehrere Male in der Umgebung Strassburgs.

Weissii gefunden. Eine kleinere Form als *Chromatium Weissii* habe ich in einer von diesem freien Cultur 10 Tage beobachtet und mich überzeugt, dass sie nicht zu der Grösse von *Chromatium Weissii* heranwächst, sondern bei successiven Theilungen ihre Dimensionen behält. Sie ist regelmässig elliptisch, $3\ \mu$ dick und $3,5\text{—}7\ \mu$ lang. (Taf. IV, Fig. 5). Ich nenne sie *Chromatium minus*.

Chromatium vinosum (Fig. 6, 7) ist unzweifelhaft mit *Monas vinosa* von Cohn identisch. Die Cohn'schen Monaden waren von regelmässiger Kugel- oder Ovalform; die kugeligen erreichten einen Durchmesser von $2,5\ \mu$. Das trifft ungefähr auch für meine zu, nur sind selbst die kleinsten Exemplare nicht regelmässig kugelig, sondern etwas länglich; die grössten sind lang elliptisch $2,1\ \mu$ dick, $5\ \mu$ lang. Keine der *Chromatium*-formen ist mir so gut bekannt, wie diese. In einer mit *Typha*-Rhizomstücken und Schlamm (mit Zusatz von Gyps) angestellten Cultur erschien diese Form spontan im April 1887 und vermehrte sich so stark, dass sie bald in Gemeinschaft mit kleinen *Chroococcaceen*, aber ohne jede Spur von anderen *Chromatien* oder sonstigen Schwefelbakterien, die Wände des grossen Gefässes als lebhaft pfirsichblüthrothe Haut auskleidete. Ich cultivirte dieses Material dann auch in mikroskopischer Cultur während drei Wochen. Vom August bis November liess ich das Gefäss im Dunkeln stehen. Im November fand ich die rothe Haut fast verschwunden (ein H_2S -Gehalt war nur noch in einer vom Boden des Gefässes vorsichtig geschöpften Wasserprobe nachzuweisen), nur am Boden war noch ein kleiner rother Streifen bemerkbar, welcher, wie die mikroskopische Untersuchung zeigte, ausschliesslich aus denselben kleinen *Chromatien* bestand. Ich setzte dann wieder einige kleine Rhizomstücke und Gyps hinzu und rief dadurch wieder die H_2S -Bildung hervor. Nach 14 Tagen war wieder die ganze Lichtseite des Gefässes mit einer prachtvollen Haut bedeckt. Ich stellte dann mit diesem Material im Zeitraum von November bis März 1888 im Ganzen 5 Objectträgerculturen an, welche ich je 35 bis 50 Tage im Gange erhielt und zu Ernährungs- und Bewegungsversuchen benützte. Die kleine Bacterie behielt während dieser Beobachtungszeit ihre morphologischen Merkmale ohne jede Veränderung bei. Es waren freilich auch etwas kleinere, grössere oder rundere Exemplare zu finden, von welchen es nicht immer sicher zu entscheiden war, ob sie in den Formenkreis einer oder mehrerer sehr naheverwandter Formen gehören; im Ganzen gewährten aber die Culturen ein vollkommen gleichartiges Bild. Fast ein Jahr also unter wechselnden Bedingungen cultivirt, erwies sich diese Form als constant.

Man vergleiche die Fig. 7, welche im Mai 1887 mit der Fig. 6, welche im Februar 1888 aufgenommen wurde; die Aehnlichkeit lässt nichts zu wünschen übrig. Es kann demnach absolut keine Rede sein von einem genetischen Zusammenhange mit *Chromatium Okenii*; selbst in *Chromatium minus* gelingt es nicht, diese kleine Form umzuzüchten.

Chromatium minutissimum (Fig. 8). Zellen elliptisch, sehr klein, 1—1,2 μ im Durchmesser. An den einzelnen Körperchen bemerkt man die Färbung nicht, in einem kleinen Haufen aber schon deutlich. In dichten Massen zeigen sie eine sehr intensive Färbung in denselben Nüancen wie *Chromatium vinosum*. Die Zellen führen in der Mitte einige sehr kleine punktförmige Schwefelkörnchen.

Rhabdochromatium n. gen.

Diese Organismen zeichnen sich durch ihre verlängerte Stab- oder Spindelform und durch ihre etwas variable Wachstumsart vor den echten Chromatien aus. Im Uebrigen sind sie diesen so ähnlich, dass *Rhabdochromatium* vielleicht besser als eine Untergattung von *Chromatium* aufzufassen ist, umsomehr, als diese beiden Formengruppen unmöglich scharf zu trennen sind, da viele „Uebergangsformen“ zwischen denselben existiren. Mehrere von ihnen mit langelliptischen, kurz spindelförmigen u. s. w. Zellen habe ich gelegentlich cultivirt. Es gelang mir aber noch nicht, in diesem Wirrwarr von ähnlichen Formen mich zurechtzufinden. Ueberhaupt sind mir diese Organismen weniger bekannt, da sie nur in meinen letzten, vom November 1887 bis Ende März 1888 aus dem Jenaer Material angestellten *Chromatium*-culturen aufgetreten sind. Vorher hatte ich sie nie zwischen Chromatien gefunden. Die *Rhabdochromatien* lassen sich ziemlich schlecht in mikroskopischer Cultur erhalten, ohne dass ich den Grund davon bestimmt angeben kann; sie schienen mir sehr empfindlich zu sein gegen die bedeutenden Schwankungen im H_2S - und O-Gehalt der Flüssigkeit, welche in einer Objectträgercultur schwer zu vermeiden waren.

Im Folgenden führe ich als Arten nur einige Formen an, deren Entwicklung mir längere Zeit zu beobachten gelungen ist.

Rhabdochromatium roseum (Fig. 9—11, Taf. IV), höchst wahrscheinlich mit *Rhabdomonas rosea* Cohn identisch. Diese bildet nach Cohn spindelförmige, blass-rosenrothe Körperchen, deren Breite 3,6 bis 5 μ , deren Länge 20 bis 30 μ beträgt. Meine Exemplare

variirten in ihrer Dicke zwischen 3 bis 7 μ , in der Länge zwischen 15 bis 30 μ und darüber. Ihr Wachsthum, das ich an fixirten Exemplaren wiederholt beobachtete, besteht nicht in einer regelmässig abwechselnden Streckung und Theilung, wie bei Chromatium, sondern gestaltet sich etwas mannigfaltiger. Der Fall der Fig. 9a bis f, Taf. IV, welchen ich vom 8. bis 15. Februar verfolgte, kann hier als Beispiel dienen. Wie man aus demselben ersieht, folgt bei diesem Organismus nach einer Streckung bis zur doppelten Länge nicht immer eine Theilung und Trennung der Schwesterzellen, sondern es bildet sich nur eine seichte Einschnürung in der Mitte der lang spindelförmigen Zelle, wonach sie sich weiter zu einem kurzen (etwa nur 35 bis 40 μ langen) Faden streckt. Von diesem können dann die Endstücke abgegliedert werden und davonschwärmen (9c). Die abgegliederten Zellen zerfallen dann in zwei Zellen, oder bilden wieder kurze Fäden u. s. w. Die Dicke der Zellen bleibt bei ihrem Wachsthum auch nicht constant: die Endzellen werden bei ihrer Streckung dünner, sie spitzen sich an ihren freien Enden zu, dagegen blähen sich die mittleren Zellen des Verbandes stellenweise sehr bedeutend auf. Daraus resultirt eine sehr variable Form: eine spindelförmige Zelle kann bei der Theilung eiförmige, birnförmige, keulenförmige u. s. w. Tochterzellen bilden. Diese letzteren strecken sich meistens wieder zu einer regelmässigen Spindelform. — Die Wachstumsweise dieser Rhabdochromatiumart wird in gewissem Grade von äusseren Einwirkungen beeinflusst. In für das Schwärmen günstigen Bedingungen z. B. bilden sich selten grössere Verbände, sondern die Zellen wachsen in der oben beschriebenen Weise. Bleiben aber die Zellen vollkommen unbeweglich, dann kommt es nicht selten zur Bildung längerer Fäden, indem die Zellen zu mehreren verbunden bleiben. Einen solchen Fall stellt Fig. 10 a bis c dar. (Vergl. Figurenerklärung). Die längeren Gebilde haben ein charakteristisches Aussehen: die Gliederung ist durch Einschnürungen angedeutet (Querwände sind nicht sichtbar), welche dem Faden ein perlschnurartiges Aussehen verleihen; die Endglieder sind viel dünner, etwas zugespitzt und viel heller gefärbt als die übrigen. Als Abnormität tritt auch manchmal die Bildung von langen Fäden auf (Fig. 11), welche aus etwa 10 bis 30 Gliedern bestehen. Ich fand aber solche Fäden höchst selten und wenn ich sie fixirte, so erwiesen sie sich als keiner weiteren Entwicklung mehr fähig; wochenlang blieben sie unverändert und gingen dann allmählich zu Grunde. Diese Gebilde sind höchstwahrscheinlich die *Beggiatoa roseo-persicina* von Zopf. Vergleicht man seine Fig. 26, Taf. V

mit meiner Fig. 11, so kann darüber schwerlich ein Zweifel bestehen¹⁾. Diese Fäden als eine *Beggiatoa*-Species aufzufassen, scheint mir aber unstatthaft zu sein: sowohl ihrer Entwicklung, als ihrem Bau nach sind sie zu weit von *Beggiatoa* verschieden, als dass man sie in diese Gattung einreihen könnte. — In seiner Färbung, Intensität der Schwefeleinlagerung und der Lage der Körnchen innerhalb der Zelle ist *Rhabdochromatium roseum* vollkommen dem *Chromatium Okenii* ähnlich.

Rhabdochromatium minus n. sp. (Fig. 12) unterscheidet sich von der vorigen Art durch seine viel kleineren Zellen. Die Länge derselben bewegt sich zwischen 5 μ und 10 μ , manchmal auch darüber, die Dicke ist im Maximum gleich 2,9 μ , die Färbung hell rosenroth, der Schwefelgehalt verhältnissmässig unbedeutend. Die Wachstumsweise ist der von *Rhabdochromatium roseum* vollkommen ähnlich, wie ein Blick auf die Fig. 12 lehrt. Die Form der Zellen variirt ebenso wie bei der vorigen Art, auch bilden sich manchmal längere perlschnurartige Fäden, die sich meistens als Involutionsformen documentiren; seltener lösen sie sich wieder in einzelne Zellen auf, welche sich als wachstumsfähig erweisen.

Rhabdochromatium fusiforme n. sp. Die Form der Zellen ist sehr charakteristisch — spindelförmig mit lang ausgezogenen, scharf zugespitzten Enden. Ich bestimmte die Länge derselben zu etwa 25—50 μ , die Breite an den dicksten Stellen zu 8,5 μ . Die Entwicklung, welche mir nur ein einziges Mal zu verfolgen gelang, ist auf der Fig. 13 a bis d dargestellt (vergl. Figuren-Erklärung). Sie bietet die merkwürdige Eigenthümlichkeit dar, dass die Zellen sich nicht wie die gewöhnlichen Pflanzenzellen theilen, sondern ganz allmählich (und wie es scheint, ohne Auftreten einer Querwand) sich durchschnüren. Die anfangs scharfe Einschnürungsstelle wird immer länger ausgezogen und verjüngt, bis die zwei Hälften nur mit einem dünnen Fortsatz verbunden bleiben (Fig. 13 d); dieser reisst endlich durch, indem er bei beiden Zellen ein cilienartiges Anhängsel bildet.

¹⁾ Die Fig. 2a, Taf. V von Zopf, scheint mir auf keine Schwefelbacterie sich zu beziehen, sondern auf eine von den vielen, bräunlich- oder stahlblau gefärbten Oscillarien. Die winzigen, in regelmässigen Querzonen vertheilten Körnchen der Figur sind höchstwahrscheinlich keine Schwefelkörnchen, sondern die charakteristischen hellen, in Säuren löslichen Körnchen, die man so oft bei Oscillarien zu beiden Seiten der Querwände angesammelt findet. Eine Anordnung von Schwefelkörnchen in so regelmässigen Querzonen und eine solche Kleinheit derselben bei so reicher Menge kommt bei *Beggiatoen* nie vor.

Die Verlängerung der Zellen wird oft mit einer nicht unbedeutenden Dickenzunahme in ihrer Mitte begleitet; dagegen werden die Zellenenden immer länger ausgezogen und schärfer zugespitzt. Bei manchen Zellen gehen sie ganz allmählich in Cilien über (Fig. 14). Schwärmende Zellen habe ich in meinen Culturen nicht beobachtet; ich sah aber einmal ein Exemplar (das in Fig. 14 abgebildete) in charakteristischer Weise wanken und seine Cilien bewegen, woraus zu schliessen ist, dass auch die Zellen von *Rhabdochromatium fusiforme* schwärmfähig sind. — Die Färbung der Zellen ist der von *Rhabdochromatium roseum* vollkommen ähnlich, der Schwefelgehalt meistens ausserordentlich gross. Die Körnchen sind immer im Innern des Zelllumens eingelagert und manchmal sehr gross. In den dünnen Fortsätzen sind nie Körnchen zu finden.

R ü c k b l i c k.

Bevor ich zu einer kurzen Uebersicht sämtlicher besprochenen Formen übergehe, will ich noch einige Schwefelbakterien aufzählen, die ich oft in meinen Culturen beobachtet habe, aber zum Theil nur unvollständig untersuchen konnte. Ihre Selbständigkeit den ausführlicher beschriebenen Formen gegenüber steht ausser Zweifel. Es sind folgende: 1. *Spirillum sanguineum* (*Ophidomonas sanguinea* Ehrenberg. Cohn l. c. S. 169, Taf. VI, Fig. 15). Der Beschreibung von Cohn habe ich nichts zuzusetzen. Das Wachsthum dieses Organismus habe ich in mikroskopischen Culturen beobachtet und mich überzeugt, dass es in einer einfachen Theilung besteht. Der ältere Name *Ophidomonas* scheint mir überflüssig zu sein, da dieser Organismus doch ein echtes *Spirillum* ist. Wollte man ihn aber auf Grund seines Bacteriopurpurin- und Schwefelgehaltes von anderen Spirillen in eine besondere Gattung trennen, so könnte er Schwefelspirillum — *Thiospirillum* heissen. 2. *Sarcina rosea* Schröter¹⁾ bildete manchmal in meinen Objectträgerculturen riesengrosse Packete. Die Zellen sind 2,5 μ im Durchmesser, lebhaft rosenroth gefärbt und lagern sehr beträchtliche Mengen von Schwefel ab. Die Packete erscheinen dann tiefschwarz. Um seine Zugehörigkeit zu den Schwefelorganismen zu bezeichnen, könnte man diesen Organismus *Thiosarcina* nennen. 3. Ein der *Chroococcaceengattung* *Coelosphaerium*²⁾ vollkommen ähnlicher Organismus, aber mit schwach violett gefärbten Zellen und reichlichen Mengen von Schwefelkörnern. Das Wachsthum dieser Art, welches ich bloß kurze Zeit beobachten konnte, stimmt vollkommen mit der Nägeli'schen, auf die *Chroococcacee* *Coelosphaerium* sich beziehenden Beschreibung überein.

Die Aufzählung mehrerer weiterer Formen, die ich nur sehr fragmentarisch beobachten konnte, bietet zu wenig Interesse. Es sei

¹⁾ *Sarcina sulphurata* meiner mehrfach citirten Abhandlung.

²⁾ Nägeli, Gattungen einzelliger Algen. S. 54.

hier nur noch bemerkt, dass mit allen in dieser Abhandlung angeführten Schwefelbakterienformen die grosse Mannigfaltigkeit derselben noch weit nicht erschöpft ist.

In einer Tabelle stelle ich hier sämtliche besprochenen Schwefelbakterien zusammen. Dabei muss ausdrücklich betont werden, dass ich unter „Schwefelbakterien“ nicht etwa eine natürliche Gruppe von Organismen verstehe, sondern eine physiologische Gruppe von gesellig vorkommenden Organismen, welche ich nur der Uebersichtlichkeit wegen in ein System ordne.

I. Farblose Schwefelbakterien.

Fäden gleichmässig dick, immer frei beweglich,
bilden keine Gonidien Beggiatoa.
Fäden ungleichmässig dick, festsitzend, bilden
bewegliche Stäbchengonidien Thiothrix.

II. Rothe Schwefelbakterien.

1. Zellen zu Familien vereinigt.

a. Theilung der Zellen nach drei Richtungen des Raumes.

Familien klein, dicht, einzeln oder zu mehreren
von einer Gallertcyste umgeben, schwärmfähig Thiocystis.
Familien auf dem Substrate flach ausgebreitet,
aus kugeligen in gemeinsamer Gallerte locker
eingebetteten, nicht schwärmfähigen Zellen Thiocapsa.
Familien packetförmig Thiosarcina.

b. Theilung der Zellen zuerst nach drei, dann nach zwei Richtungen.

Familien anfangs solid, dann hohlkugelig, netz-
förmig durchbrochen, endlich in kleine
schwärmfähige Gruppen sich auflösend . . Lamprocystis.

c. Theilung der Zellen nach zwei Richtungen der Fläche.

Familien tafelförmig, aus quaternär geord-
neten schwärmfähigen Zellen Thiopedia.

d. Theilung der Zellen nach einer Richtung.

Familien amoeboid beweglich, Zellen durch
Plasmafäden verbunden Amoebobacter.

- Familien mit dicken Gallertcysten, Zellen in gemeinsamer Gallerte sehr locker eingelagert, schwärmfähig Thiothece.
 Familien aus stäbchenförmigen, mit ihren Enden zu einem Netze verbundenen Zellen . . . Thiodictyon.
 Familien solid, unbeweglich, aus kleinen dicht zusammengepressten Zellen Thiopolycoccus.

2. Zellen frei, zeitlebens schwärmfähig.

- Zellen cylindrisch-elliptisch Chromatium.
 Zellen stab- und spindelförmig Rhabdochromatium.
 Zellen spiralig gewunden Thiospirillum.

Es ist mir gelungen, sämmtliche oben angeführte Formen durch ihren Entwicklungsgang zu characterisiren. Formen mit gleichem Entwicklungsgange fasste ich in eine Gattung zusammen; Arten unterschied ich von einander durch verschiedene untergeordnete Merkmale, wie Grösse und Gestalt der Zellen, Farbenton u. s. w.

Die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte hat hier Merkmale geliefert, wonach eine Unterscheidung dieser scheinbar so ähnlichen und ineinander übergehenden Formen erst möglich wurde. Ein blosser Vergleich dieser Formen, so sorgfältig er auch sein mochte, konnte unmöglich zum Ziele führen. In der That besitzen diese Organismen sehr ähnliche Zellen, die bezüglich ihrer Grösse und Gestalt alle möglichen Abstufungen darbieten. Die Zellen mancher verschiedener Formen sind von einander sogar gar nicht zu unterscheiden: die Zellchen einiger Thiocystis-, Amoebobacter-, Lamprocystis-, Thiopolycoccus, auch Thiopedia- und Chromatiumarten z. B. sind gleich gross und manchmal gleich gefärbt. Die Thiothecezellen, wenn man sie im Schwärmzustande trifft, sind denen mancher Chromatien vollkommen ähnlich u. s. w. Solcher Beispiele kann man aus meiner Darstellung noch mehrere entnehmen. Darnach muss sich die Vorstellung von der Zusammengehörigkeit aller dieser Organismen beim blossen Vergleich derselben dem Beobachter von selbst aufdrängen und zwar desto mehr, je mehr man von diesen Formen verglichen hat. So erklärt es sich, dass ausgezeichnete Beobachter und grosse Kenner dieser Organismen eben zu diesem Schlusse gekommen sind. Nur die continuirliche Beobachtung des Entwicklungsganges konnte nachweisen, dass diese so ähnliche Zellen besitzende Organismen nach ihren Wachsthumsvorgängen und

Gruppierungserscheinungen sehr wohl auseinander zu halten sind. Besonders haben die Gruppierungserscheinungen scharfe Merkmale zur Characterisirung der in Frage stehenden Formen gegeben¹⁾.

¹⁾ Sehr treffend bemerkt de Bary: „In den Gruppierungserscheinungen treten eben specifische Eigenschaften, welche an der Einzelzelle zwar vorhanden sein müssen, aber mit den uns zu Gebote stehenden Mitteln nicht oder nur schwer erkannt werden können, gleichsam angehäuft in grösserem Maasse hervor. Es ist das aber nichts Absonderliches. Von vielen, im Vergleich zu den Bacterien riesengrossen und reichgegliederten Zellen, können wir, wenn sie einzeln vorliegen, nicht mit Sicherheit sagen, ob sie einer Lilien- oder einer Tulpenpflanze angehören. In ihrer natürlichen Vereinigung oder Gruppierung aber bauen die einen immer nur die Tulpe, die anderen die Lilie auf, und hieran erkennt man, dass sie verschieden sind.“ (Vorles. über Bacterien S. 11.)

Schlussbemerkungen.

Nachdem ich jetzt meine Beobachtungen über die Morphologie der Schwefelbakterien ausführlich mitgetheilt habe, bleibt mir noch übrig, die am Anfang meiner Abhandlung gestellte Frage zu beantworten, nämlich: inwieweit die von mir beobachteten Thatsachen zu Gunsten der pleomorphistischen Anschauung oder ihres Gegentheils sprechen.

Sind unsere Schwefelbakterien als pleomorph zu bezeichnen oder nicht? So geläufig die Ausdrücke pleomorph, Pleomorphismus auch sind, halte ich doch für nothwendig, um Missverständnisse zu vermeiden, zunächst eine klare Definition dieser Begriffe zu geben. Eine solche finde ich in dem mehrfach erwähnten Bacterienbuche von de Bary. „Die Erfahrung hat gelehrt“, sagt er (S. 20), „dass verschiedene Species sich bezüglich der in ihrem Entwicklungsgang successiv auftretenden Gestaltungen sehr ungleich verhalten können. Bei den einen kehren immer die gleichen successiven Gestaltungen mit relativ geringen individuellen Schwankungen wieder. Man kann sie gleichförmige Species nennen. Die meisten gewöhnlichen höheren Pflanzen und Thiere sind Beispiele hierfür und nicht minder viele niedere, einfachere Die anderen Arten sind vielgestaltig, pleomorph, sie können selbst in den gleichnamigen Entwicklungsabschnitten unter sehr ungleichen Gestalten auftreten, theils nach Einwirkung bekannter und experimentell willkürlich zu ändernder äusserer Ursachen, theils nach inneren Ursachen, welche der Analyse derzeit nicht zugänglich sind Viele grössere Pilze, z. B. die Mucorformen, grüne Algen, wie das merkwürdig pleomorphe *Botrydium granulatum*, zeigen solche Erscheinungen in der auffallendsten Weise . . .“

Wenn wir uns jetzt zu den hier behandelten Bacterien wenden, so braucht es wohl keiner längeren Ausführungen, um zu beweisen, dass sie in die erste Kategorie gehören, dass sie gleichförmige Wesen sind. Selbst an den höchst entwickelten Formen, wie z. B. *Thiothrix*,

sehen wir nur einen und immer denselben einfachen Entwicklungsgang sich abspielen: der aus der Stäbchengonidie hervorgewachsene Faden bildet, nachdem er eine gewisse Grösse erreicht, wieder Stäbchengonidien, welche nach kurzer Bewegungsperiode wieder zu vollkommen ähnlichen Fäden sich verlängern u. s. w. So lange man diesen Organismus beobachtet, unter allen Bedingungen, wo er überhaupt wächst, sieht man nichts mehr; die manchmal zu diesen noch hinzutretenden Vorgänge sind pathologischer Natur. *Beggiatoa* verhält sich noch einförmiger: ihre Entwicklung geht nicht über eine einfache gleichmässige Zelltheilung hinaus. Ebenso verhalten sich die rothen Schwefelbakterien: sie machen ihren einfachen, für jede Form charakteristischen Entwicklungsgang durch. Es ist sogar bemerkenswerth, mit welcher Constanz die Gestalt und Grösse der einzelnen Zellen nur zwischen bestimmten Normen sich bewegen. Durch eine Reihe von Messungen habe ich es für einige Formen bewiesen. Nur in einem Falle, nämlich bei *Rhabdochromatium*arten, habe ich eine Variabilität des Wuchses, freilich zwischen sehr engen Grenzen, beobachtet, wobei es noch unentschieden blieb, ob hier auch nicht zum Theil pathologische Veränderungen vorliegen.

Die Frage: kommt diesen Organismen eine so grosse Anpassungsfähigkeit an verschiedene Ernährungsbedingungen zu, wie von ihnen behauptet wurde, muss mit aller Entschiedenheit verneint werden. Alle diese Organismen sind, wie durch directe Versuche bewiesen, an streng bestimmte Ernährungsbedingungen angepasst; auf Veränderung dieser reagiren sie nur durch Einstellung ihres Wachstums. Daraus geht von selbst hervor, dass die in ihrer Entwicklung auftretenden successiven Gestaltungen nicht als Anpassungsformen zu deuten sind. Die entgegengesetzten Angaben sind, wie bewiesen, durch Verwechselung von verschiedenen distincten Species entstanden. Natürlich kann auch hier, wie bei allen Organismen, der normale Entwicklungsgang, dessen successive Phasen unter entsprechenden Ernährungsbedingungen in gewissem Rythmus regelmässig abwechseln, durch äussere Einwirkungen unterbrochen oder in unbedeutendem Grade modificirt werden: bald ein, bald ein anderes Entwicklungsstadium tritt schärfer hervor, oder wird im Gegentheil so reducirt, dass es kaum noch zu merken ist. So treten z. B. bei gewissen Ernährungsbedingungen massenhaft Schwärmer auf, bei anderen fast gar nicht, so kann die Bildung von Gallerthüllen reichlicher werden oder zurücktreten etc. etc. Es kommen dann weiter noch individuelle Schwankungen hinzu. Aber im Grossen und Ganzen bewegt sich der

Entwicklungsgang unter den verschiedensten äusseren Einwirkungen durch immer dieselben successiv auftretenden Gestaltungen.

Unsere Bakterien sind also in Wirklichkeit keine pleomorphen Organismen. Das merkwürdig pleomorphe *Bacterium rubescens* von Ray Lankester hat sich bei näherer Prüfung in eine Menge von distincten Formen aufgelöst. Ebenso erwies sich das pleomorphe *Bacterium sulfuratum* von Warming als eine Sammel-species. Diese Autoren haben übrigens das Hypothetische in der Aufstellung dieser ihrer pleomorphen Species selbst betont und die Nothwendigkeit eines directen Beweises der Zusammengehörigkeit der vielen Formen in einen Entwicklungskreis durch Cultur ausdrücklich anerkannt. Die ganz bestimmten, scheinbar auf directe Beobachtung gegründeten Angaben von Zopf sind ganz entschieden auf ungenaue Untersuchungsmethoden zurückzuführen. Der Pleomorphismus seiner *Beggiatoa alba* findet seine Erklärung darin, dass Zopf Entwicklungsstadien von einer Reihe von Bakterien, welche wenigstens zu zwei Gattungen und sechs Arten gehören, in einen Entwicklungskreis gezogen hat. Die *Beggiatoa roseo-persicina* Zopf, welche in ihrer Vielgestaltigkeit die weisse *Beggiatoa* noch bedeutend übertreffen soll, übertrifft sie eben deshalb, weil Zopf eine noch grössere Reihe von selbständigen Organismen unter einem Speciesnamen vereinigt hat; die *Beggiatoa roseo-persicina* muss bei näherer Untersuchung in wenigstens 8 Gattungen mit etwa 15 Arten zerfallen¹⁾.

Von den ermittelten Thatsachen und entwickelten Gesichtspunkten ausgehend, scheint es mir geboten, zum Schluss noch eine kleine Reihe anderer, als pleomorph bezeichneter Bakterien zu vergleichen, um zu entscheiden, ob sicher constatirte Fälle von Pleomorphismus bei den Bakterien überhaupt bekannt sind. Zum Theil auf Grund eigener Untersuchungen, die ausführlich in einer späteren Publication mitgetheilt werden müssen, z. Th. nach den Angaben anderer Forscher, will ich an dieser Stelle *Cladothrix dichotoma*, *Leptothrix ochracea*, *Bacterium Zopfii* und *Crenothrix polyspora* mit einigen Worten besprechen.

¹⁾ Wie vielen selbständigen Formen *Beggiatoa roseo-persicina* Zopf entspricht, ist schwer genau zu entscheiden, weil Zopf die verschiedenen „Wuchsformen“ derselben sehr summarisch beschreibt und dazu bemerkt, dass durch die gegebenen Beschreibungen und Abbildungen die Mannigfaltigkeit der Formen bei Weitem nicht erschöpft wird. Wie es scheint, war Z. geneigt, alle rothgefärbten Schwefelkörner-haltigen Organismen für Entwicklungszustände der *Beggiatoa roseo-persicina* zu halten. Ihre Zahl ist aber sehr gross.

Cladothrix dichotoma ist ausführlich von Zopf untersucht¹⁾ und erwies sich nach diesem Autor als ausserordentlich pleomorph. Die Darstellung von Zopf setze ich als bekannt voraus. Zopf war der erste, dem es gelang, eine bei den arthrosporen Bakterien sehr verbreitete Reproductionserscheinung, nämlich die Stäbchengonidienabgliederung, zuerst an *Cladothrix dichotoma* zu beobachten. Dieser Vorgang ist sehr leicht in allen *Cladothrix*culturen (besonders unter dem Deckglase) zu verfolgen, und es wundert mich, dass es Zopf nur nach „über ein Jahr ausgedehnten *Cladothrix*untersuchungen“ gelang, ihn zu sehen. Von den anderen von Zopf beschriebenen mannigfaltigen Entwicklungsvorgängen kann ich ebenfalls bestätigen, dass manchmal eine deutliche Gliederung der Stäbchen, wenn sie noch in ihrem Fadenverbande sind, in je vier bis fünf runde Körperchen, welche aus der gemeinsamen Scheide entleert werden, eintritt. Dagegen muss ich bestimmt in Abrede stellen, dass diese entleerten Coccen sich als solche vermehren können, eine Angabe von Zopf, welche schon von Kurth mit Recht in Zweifel gezogen wurde²⁾. Weder aus diesen Coccen, noch auf andere Weise werden von *Cladothrix* die zahlreichen Zoogloeaformen gebildet, welche ihr von Zopf zugeschrieben worden sind. Die ausserordentlich gemeinen baumförmigen oder lappigen Zoogloeen, welche auf Zopf's Taf. III dargestellt sind, habe ich monatelang in meinen Culturen beobachtet, ohne jemals ihre Entstehung aus *Cladothrix*, oder umgekehrt die der *Cladothrix* aus ihnen nachweisen zu können. Beide Organismen werden häufig in Gemeinschaft auf der Oberfläche verschiedener Infusionen angetroffen, kommen aber auch nicht minder häufig gesondert vor; jedenfalls kann ihr geselliges Vorkommen nicht als Beweis für ihren morphologischen Zusammenhang dienen. Ebenso kann ich auch die Abgliederung echter Spirillen von den *Cladothrix*-fäden nicht bestätigen: ein spiralig gewundenes Stück im Verlaufe eines Fadens oder einen vom Faden sich abgliedernden gekrümmten Stab kann man doch nicht Spirillum nennen — nie haben diese „*Cladothrix*-Spirillen“ die regelmässigen Windungen und das charakteristische Aussehen echter Spirillen. Nur dann könnte man den genetischen Zusammenhang eines Spirillum, wie *Spirillum tenue* oder *volutans* (welche Zopf für Entwicklungszustände von *Cladothrix* hält und als Arten streicht) mit *Cladothrix* für bewiesen halten,

¹⁾ Zur Morphologie der Spaltpflanzen.

²⁾ *Bacterium Zopfii*. Bot. Z. 1883.

wenn er einen Cladothrixfaden aus einem echten, nachgewiesenermassen unter Beibehaltung seiner charakteristischen Eigenschaften sich theilenden Spirillum erzogen hätte. Das hat er aber nicht gethan.

Zu Cladothrix in naher Verwandtschaft steht eine fädige Bacterie, welche unter dem Namen *Leptothrix ochracea* Kützing bekannt ist. Zopf zieht auch diesen Organismus in den Entwicklungskreis von *Cladothrix dichotoma*, aber mit Unrecht. *Leptothrix ochracea* ist ein selbständiger, charakteristischer Organismus, welcher auf den ersten Blick von *Cladothrix* leicht zu unterscheiden ist. Die längere Beobachtung der Entwicklung beider Organismen bei vollkommen gleichen Bedingungen in einer Cultur, lässt keinen Zweifel mehr zu, dass beide Organismen in keinem genetischen Zusammenhange stehen. Sowohl morphologisch wie physiologisch¹⁾ verhält sich *Leptothrix ochracea* von *Cladothrix* verschieden und behält ihre Merkmale bei langer Cultur unverändert. Die Entwicklung beider Organismen ist sehr ähnlich; *Leptothrix ochracea* weist auch dieselben Propagationerscheinungen wie *Cladothrix* auf. Die Abgliederung von sehr lebhaft beweglichen Stäbchenschwärmern, welche nach kurzer Schwärmzeit sich festsetzen und zu Fäden auswachsen, tritt unter gewissen Bedingungen massenhaft auf. Bei ungünstigen Wachstumsbedingungen sieht man die zu Fäden aneinandergereihten, stäbchenförmigen Glieder in je vier bis fünf stärker lichtbrechende Kügelchen sich verwandeln, welche aus der gemeinsamen dicken Scheide entleert werden. Ihre Keimung zu Fäden habe ich noch nicht beobachtet, halte sie aber für sehr wahrscheinlich.

Ueber die Bedeutung dieser Zerfallsproducte der Stäbchen, dieser „Coccen“, giebt die sorgfältige Arbeit von Kurth „Ueber Bacterium Zopfii“²⁾ genügende Aufklärung. Die langen, gewundenen Fäden dieser Bacterie bestehen ebenfalls aus stäbchenförmigen Gliedern. Unter Umständen trennen sich von den Fäden einzelne Glieder ab, welche das Schwärmen antreten, wie bei den beiden oben genannten Formen. Der am häufigsten beobachtete Entwicklungsgang führt zur Trennung der Stäbchen von einander und zum Zerfall derselben in Coccen. Diese Coccen können sich, wie Kurth nachwies, nicht als solche vermehren, sondern wachsen immer nur zu Stäbchen und Fäden heran. Auf diese Angabe ist besonderes Gewicht zu legen. Des Weiteren zeichnen sie sich, wie Kurth zeigte, durch grössere Widerstandsfähigkeit gegen

¹⁾ Vergl. meinen Aufsatz „Ueber Eisenbakterien.“ Bot. Z. 1888.

²⁾ Bot. Z. 1883.

schädliche Einwirkungen, wie Austrocknen und Hitze aus; ihnen kommt demnach die Bedeutung von Dauersporen zu. — Die Züchtungen des *Bacterium Zopfii* bei variirter Nahrung haben keine wesentlichen Veränderungen in dem festgestellten Entwicklungsgange hervorgebracht.

Für diese drei arthrosporen Formen, welchen sich noch *Thiothrix* anschliesst, ist also im Wesentlichen der gleiche Entwicklungsgang constatirt. Alle diese aus stäbchenförmigen Gliedern bestehenden Fäden bilden Stäbchengonidien mit dem unwesentlichen Unterschied, dass bei höher differenzirten Formen, welche einen Gegensatz zwischen Basis und Spitze aufweisen, die Stäbchenabgliederung an der Spitze beginnt und basipetal fortschreitet; während bei gleichförmig gebauten dieser Process sich simultan im ganzen Verlaufe des Fadens abspielen kann. Ausser den Stäbchengonidien, welche als Propagationsorgane anzusehen sind, bilden diese Organismen (*Thiothrix* ausgenommen) bei der Erschöpfung des Substrats oder sonstigen ungünstigen Bedingungen Coccogonidien, denen die Bedeutung von Dauersporen zugeschrieben werden muss. An diese vier genannten Formen schliesst sich eine Reihe von morphologisch noch ungenügend untersuchten Formen an, welche man gewöhnlich unter dem Gattungsnamen *Leptothrix* zusammenfasst.

Einen absonderlichen, bis jetzt einzig dastehenden Fall stellt *Crenothrix* dar, welche, wie Cohn beschrieben, ihre Coccogonidien durch Theilung der stäbchenförmigen Glieder nach drei Richtungen des Raumes in besonderen Sporangien bildet. Ich habe unzweifelhafte *Crenothrix*fäden noch nie vor Augen gehabt. Dagegen habe ich die rothbraun gefärbten Zoogloeaformen, welche Zopf zu *Crenothrix* rechnet¹⁾, längere Zeit cultivirt und constatiren können, dass sie mit keiner fädigen Bacterie in morphologischem Zusammenhange stehen. Ueber diese Organismen werde ich ein anderes Mal berichten. Hier erwähne ich sie nur deshalb, um anzudeuten, dass *Crenothrix* zwar Gonidien nach den von Zopf bestätigten Angaben von Cohn bildet, aber wohl ebensowenig wie die oben erwähnten fädigen Bacterien die mannigfaltige von Zopf ihr zugeschriebene Zoogloea-Bildung besitzt.

Es ergibt sich aus diesen Betrachtungen, dass der sogenannte „Zusammenhang der Spaltpilzformen“, welchen Zopf auf Grund seiner Untersuchungen über diese Bacterien endgiltig nachgewiesen zu haben

¹⁾ Entwicklungsgeschichtliche Untersuchung über *Crenothrix polyspora*. Berlin 1879.

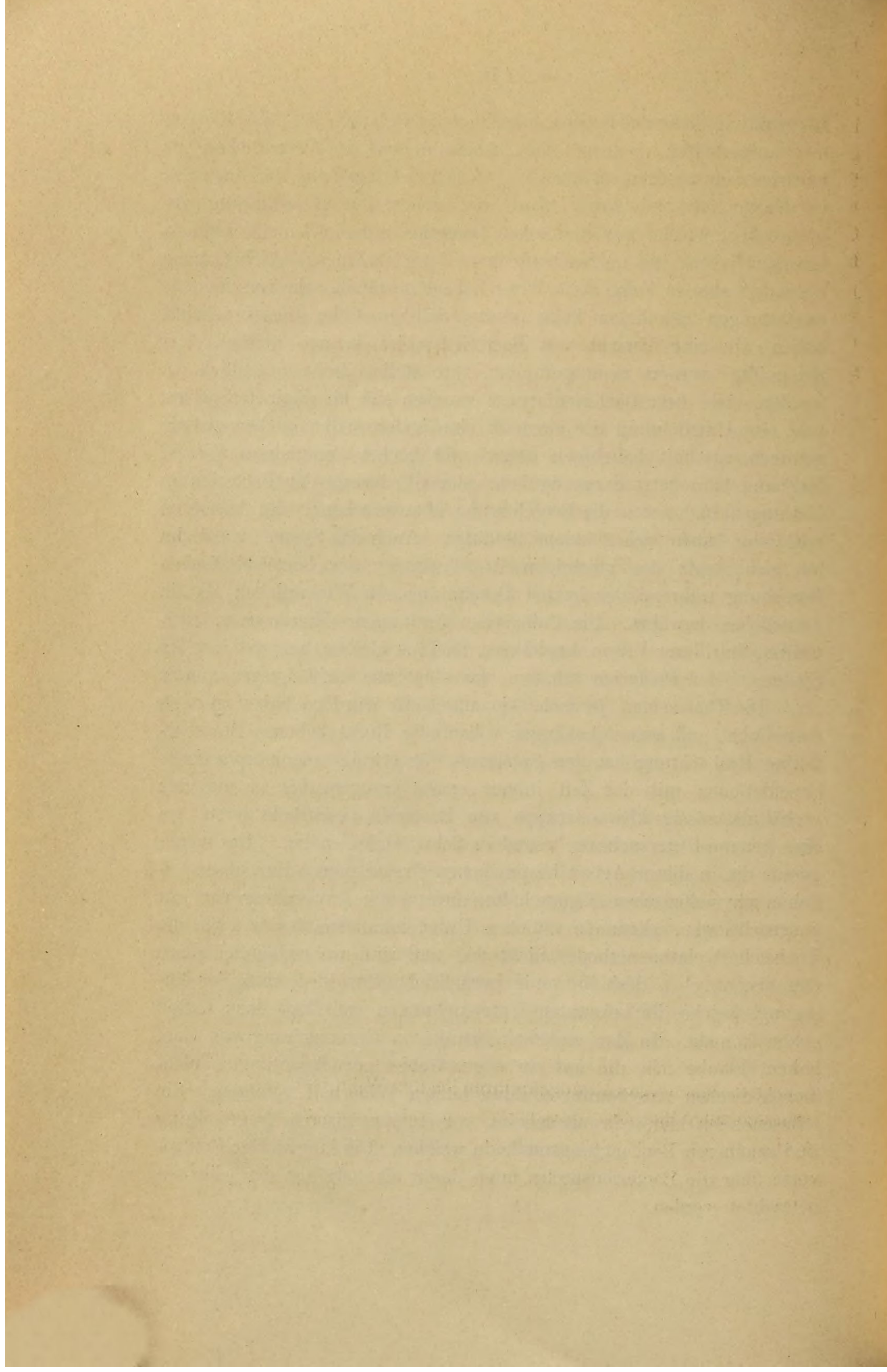
glaubte, sich auf ein Missverständniss zurückführen lässt. Thatsache ist nur, dass zuerst Cohn selbst an *Crenothrix polyspora*, dann Zopf, Kurth und eine Reihe anderer Forscher constatirt haben, dass manche fädige Bakterien Gonidien bilden können, welche von vielen als isolirte, runde oder stäbchenförmige Zellchen lebenden Bakterien auf den ersten Blick nicht zu unterscheiden sind. Die Beobachtung des weiteren Schicksals dieser und jener Gebilde lehrt aber sofort einen durchgreifenden Unterschied kennen: die einen können nur den mütterlichen Organismus reproduciren, sie erweisen sich als Sporen, das Wachsthum der anderen aber besteht nur in einer Streckung bis zu ihrem doppelten Durchmesser mit darauf folgender Theilung und Trennung der Schwesterzellen. Darnach ist jede Stäbchen- oder Coccogonidie leicht von den Cohn'schen *Micrococcus*- oder *Bacterium*-arten zu unterscheiden. Hätte man bewiesen, dass eine Gonidie von *Cladothrix*, *Leptothrix* u. s. w. unter Umständen lange Zeit wie ein *Micrococcus* oder *Bacterium* sich vermehren könnte, dann erst wäre Grund vorhanden von einem Pleomorphismus dieser Organismen zu reden. Bis jetzt ist aber ein solches Verhalten für keine von diesen Bakterien vorwurfsfrei constatirt. Der Schluss ist also berechtigt, dass bis jetzt kein einziger Fall von Pleomorphismus unter den Bakterien gefunden worden ist. Damit ist natürlich nicht gesagt, dass es nicht gelingen wird, eine pleomorphe Bacterie aufzudecken. Da bei Pilzen, Algen u. s. w. nicht wenige pleomorphe Organismen bekannt sind, giebt es keinen Grund, zu glauben, dass eine pleomorphe Bacterie nicht existiren könne.

Vor 15 Jahren, als Cohn sein bekanntes System der Bakterien aufstellte, entbrannte eine heisse Polemik, welche von beiden Seiten mit ungewöhnlicher Erbitterung mehrere Jahre hindurch geführt wurde. Es standen wirklich zwei diametral entgegengesetzte und ganz unversöhnliche Ansichten über die gegenseitigen Beziehungen der Bakterienformen einander gegenüber. Seinen Standpunkt und den seiner Gegner präcisirte Cohn im Jahre 1875 wie folgt¹⁾: innerhalb der Familie der Bakterien „glaubte ich eine grössere Zahl von Gattungen und Arten unterscheiden zu müssen, und obwohl ich mir nicht verhehlen konnte, dass es überaus schwierig sei, bei den Bakterien die Variationen, welche aus veränderter Ernährung oder anderen Lebensbedingungen hervorgehen, von den angeborenen und constant sich vererbenden Characteren zu unterscheiden, welche allein zur

¹⁾ Beitrag z. Biol. d. Pfl. I. 3, S. 142.

Begründung distincter Species berechtigen, so glaubte ich doch, die von mir aufgestellten systematischen Abtheilungen im Wesentlichen als natürliche ansprechen zu dürfen . . . Dieser Gliederung der Bakterien in Gattungen und Arten wird von denen die Berechtigung abgesprochen, welche in sämtlichen Bakterien nur eine einzige Lebensform erblicken, die im Verlaufe ihrer Entwicklungsgeschichte, ganz besonders aber in Folge veränderter Lebensumstände, sehr verschiedene Gestaltungen annehmen kann . . .“ Seitdem Cohn dieses schrieb, haben wir eine Unzahl von Bacterienspecies kennen gelernt, fast jeden Tag werden neue gefunden, ihre Reihe droht unendlich zu werden. Alle diese Bakterienformen erweisen sich als distincte Species, und eine Umzüchtung der einen in eine andere will uns ebensowenig gelingen, als mit beliebigen höher und höchst organisirten Wesen. Niemand kann jetzt daran denken, „der Gliederung der Bakterien in Gattungen und Arten die Berechtigung abzusprechen“: die Ansichten von Cohn haben sich glänzend bestätigt. Auch das System von Cohn hat sich, trotz des mächtigen Aufschwunges der bacteriologischen Forschung während des letzten Decenniums, im Wesentlichen als ein natürliches bewährt. Die Cohn'schen Gattungen: *Micrococcus*, *Bacterium*, *Spirillum*, *Vibrio*, *Leptothrix*, *Bacillus* bleiben bis jetzt in allen Systemen der Bakterien erhalten, das Zopf'sche nicht ausgenommen.

Die Thatsachen, je mehr sie angehäuft wurden, haben gezeigt, dass Cohn und seine Anhänger vollständig Recht haben. Die sorgfältige Beobachtung hat den Spielraum für etwaige pleomorphistische Speculationen mit der Zeit immer enger gezogen, bis er auf eine verhältnissmässig kleine Gruppe von Bakterien beschränkt blieb, wo eine genaue Untersuchung besondere Schwierigkeiten bot. Das waren gerade die in dieser Arbeit besprochenen Organismen. Ihre absonderlichen physiologischen Eigenschaften liessen die Anwendung von gut ausgearbeiteten, allgemein üblichen Untersuchungsmethoden (wie die Koch'sche Gelatinemethode) nicht zu, und sind wahrscheinlich diese Organismen eben deshalb wenig berücksichtigt worden, trotz der Anregung, welche die bekannten Untersuchungen von Zopf dazu hätten geben können. In der mehrfach erwähnten Untersuchung von Zopf haben, glaube ich, die auf ein enges Gebiet zurückgedrängten pleomorphistischen Anschauungen ihren letzten Widerhall gefunden. Sie müssen auch hier, wie mir scheint, vor einer präciseren Fragestellung und genaueren Beobachtungsmethode weichen. Die langwierige Controverse über die Bacterienspecies muss damit als endgiltig abgeschlossen betrachtet werden.



Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren, wo nicht anders angegeben, bei gleicher Vergrösserung $\frac{900}{1}$ gezeichnet.

Tafel I.

Beggiatoa.

- Fig. 1. Theil eines Fadens von *Beggiatoa alba*. *a* — in H_2S -reicher Flüssigkeit, *b* — nach 24stündigem Verbleiben in H_2S -freier Flüssigkeit, *c* — nach weiteren 48 Stunden in H_2S -freier Flüssigkeit; die Querwände sind deutlich sichtbar, der Inhalt der Zellen durch grosse Vacuolen durchsetzt, in einigen Zellen eigenthümliche Ballungen.
- Fig. 2. Theil eines Fadens von *Beggiatoa media*.
- Fig. 3. Theil eines Fadens von *Beggiatoa minima*.
- Fig. 4. Absterbender (infolge Schwefelmangel) Faden von *Beggiatoa alba*.
- Fig. 5. Faden von *Beggiatoa alba* infolge schädlicher Eingriffe in einzelne Zellen zerfallen.
- Fig. 6. Vgr. $\frac{1000}{1}$ (Hom. Im. $\frac{1}{18}$). Theil eines Fadens von *Beggiatoa alba* mit gleichgrossen regelmässig gelagerten Schwefelkörnern überfüllt.

Thiothrix.

- Fig. 7. Gruppe von jungen Fäden von *Thiothrix nivea*, auf dem Glase sitzend.
- Fig. 8. Faden von *Thiothrix tenuis* mit abgegliederter Stäbchengonidie auf dem Glase mit einem Gallertpolsterchen angeheftet.
- Fig. 9. Alter Faden von *Thiothrix nivea* mit vorgeschrittener Stäbchengonidien-Bildung.
- Fig. 10. Ein von einem festsitzenden Faden von *Thiothrix nivea* abgetrenntes Fadenstück in Stäbchen zerfallend.
- Fig. 11. Bewegliches Fadenstück von *Thiothrix tenuis*, sich in einzelne Stäbchen zergliedernd.
- Fig. 12. Vgr. $\frac{100}{1}$. Ein *Thiothrix*-Räschen mit vielen abgegliederten z. Th. schon festsitzenden Stäbchen ringsum.
- Fig. 13. Gallertausscheidungen an der Basis festsitzender *Thiothrix*-Fäden.
- Fig. 14. Ein krankhaft veränderter *Thiothrix*-Faden, nunmehr deutlich die Scheide zeigend.

Tafel II.

Thiocystis.

- Fig. 1—5. Entwicklungsgeschichte einer Zoogloea von *Thiocystis violacea*.
Fig. 1 — am Anfange der Beobachtung den 7. December. Fig. 2 — am 22. December, die Familie *a* hat sich in zwei Familien und eine isolirte Zelle getheilt, *b* — in zwei Familien. Fig. 3 — Theil dieser Zoogloea am 30. December. Fig. 4 — kleiner Theil derselben Zoogloea am 7. Januar; die ersten Familien drängen sich an den erweichten Stellen aus der gemeinsamen Gallerte heraus. Fig. 5 — am 11. Februar; *a* Vgr. $\frac{80}{1}$ — die ganze Zoogloea; *b* Vgr. $\frac{900}{1}$ — einige vom Rande derselben sich loslösende und in den Schwärmzustand übergehende Familien.
- Fig. 6. *a* — eine eben zur Ruhe gekommene schwärmende Familie von *Thiocystis violacea* am 7. Januar. *b* — am 9. Januar. *c* — am 11. Januar, bereits in vier Tetraden getheilt.
- Fig. 7. Eine Familie von *Thiocystis violacea* im Dauerzustande (?).
- Fig. 8. *a* — eine Gallertcyste von *Thiocystis rufa* während der Entleerung der Familien; die beweglichen Familien drängen sich an zwei Stellen heraus; sämtliche herausgetretene Familien, mit Ausnahme der rechts oben gezeichneten, sind miteinander durch unsichtbare Gallerte verbunden und drehen sich als Ganze mit kurzen Unterbrechungen in der Richtung der Pfeile. *b* — dieselbe Gallertcyste nach zweimal 24 Stunden.

Lamprocystis.

- Fig. 9—11. Entwicklungszustände einer Zoogloea von *Lamprocystis roseopersicina*. Fig. 9 — am 15. December. Fig. 10 — am 11. Januar. Fig. 11 — kleiner Theil des Randes (unten etwas links) dieser Zoogloea am 11. Februar.
- Fig. 12—15. Entwicklungszustände einer Zoogloea von *Lamprocystis roseopersicina*. Fig. 12 — am 21. December. Fig. 13 — am 28. December. Fig. 14 — am 6. Januar. Fig. 15 — am 11. Januar.

Tafel III.

Amoebobacter.

- Fig. 1—4. Entwicklungszustände einer Familie von *Amoebobacter roseus*.
Fig. 1 — am 28. November — die encystirte Familie. Fig. 2 — am 2. December Entleerung der Cyste. Fig. 3 — nach Austritt aus der Cyste in zusammengeballtem, Fig. 4 — in lockerem Zustande.
- Fig. 5 und 6. Eine und dieselbe Familie von *Amoebobacter roseus*.
Fig. 5 — zusammengezogen, Fig. 6 — ausgebreitet und amöboid beweglich.
- Fig. 7. Familie von *Amoebobacter bacillosus*. *a* — in lockerem Zustande, *b* — nach einigen Minuten zu einem dichten Körper zusammengezogen.
- Fig. 8. Familie von *Amoebobacter Granula*. *a* — Zellchen ohne Schwefelkörnchen.

Thiothece.

Fig. 9—12. Entwicklungsgeschichte einer Zoogloea von *Thiothece gelatinosa*. Fig. 9 — am 26. December. Fig. 10 — am 30. December. Fig. 11 — am 5. Januar. Fig. 12 — am 6. Januar. Bald darauf zerstreuten sich die Zellen, indem sie in den Schwärmzustand übergingen.

Thiodictyon.

Fig. 13 und 14. Zustände einer Familie von *Thiodictyon elegans*.

Fig. 13 — am 9. December, die Stäbchen beginnen auseinanderzuweichen, Fig. 14 — am 21. December, die hydrodictyon-artige Anordnung der Stäbchen ist schon zu Stande gebracht.

Fig. 15. Kleine lebhaft bewegliche Familie.

Fig. 16 und 17. Zustände einer Familie von etwas grösseren Stäbchen. Fig. 16 — dicht gelagert. Fig. 17 — locker gelagert und im Begriffe, sich mit ihren Enden zu einem Netze zu verbinden.

Thiopedia.

Fig. 18. Entwicklung einer tafelförmigen Zoogloea von *Thiopedia rosea*. *a* — am 26. Juni früh, *b* — Abends, *c* bis *e* — am 27. Juni, *f* — am 28. Juni früh, *g* — am 29. Juni Nachmittags, *h* — am 30. Juni früh. Weiterhin lösten sich die Zellen aus ihrem Verbande und begannen zu schwärmen.

Tafel IV.

Chromatium.

Fig. 1. Drei Zellen von *Chromatium Weissii*. *a* — 4 Uhr Nachmittags, *b* — gegen Abend desselben Tages, *c* — früh am Morgen des nächsten Tages; zwei von den kurzen Zellchen haben schon ihre Cilien ausgestreckt und zeigen deutliche zitternde Bewegung.

Fig. 2. *a* und *b* — Gruppe von Zellen von *Chromatium Weissii* an zwei aufeinanderfolgenden Tagen.

Fig. 3. *Chromatium Okenii*. *a* bis *c* — Wachsthum einer Zelle in 24 Stunden; *c* — eine der Schwesterzellen hat eine Cilie ausgestreckt und dreht sich auf der anderen noch fest angehefteten und unbeweglichen Zelle.

Fig. 4. *Chromatium Okenii*. Zweizelliger gekrümmter Schwärmer.

Fig. 5. *Chromatium minus*.

Fig. 6. *Chromatium vinosum*. Abbildung, im Februar 1888 aufgenommen.

Fig. 7. *Chromatium vinosum*, im Mai 1887 abgebildet.

Fig. 8. *Chromatium minutissimum*.

Rhabdochromatium.

Fig. 9. Entwicklung von *Rhabdochromatium roseum*. *a* — am 8. Februar, *b* — am 9. Februar, *c* — am 11. Februar, zwei keulenförmige Zellen haben sich vom eingeschnürten Mittelstücke α abgegliedert: die

eine schwärmt davon, die andere β wankt und dreht sich zeitweise, entfernt sich aber nicht; d — am 13. Februar; e — am 14. Februar, α hat sich endlich in zwei birnförmige Zellen geteilt, β in eine eiförmige und eine keulenförmige; f — am 15. Februar, die zwei Zellen von β trennten sich und schwärmt davon, die zwei α bleiben unbeweglich und zeigen je eine Einschnürung in der Mitte.

Fig. 10. a bis c — successive Zustände eines Fadens von *Rhabdochromatium roseum* am 11., 13. und 14. Februar.

Fig. 11. Sehr langer Faden von *Rhabdochromatium roseum*.

Fig. 12. *Rhabdochromatium minus*.

Fig. 13. a bis d — Entwicklung eines Exemplars von *Rhabdochromatium fusiforme*.

Fig. 14. Schwärmendes Exemplar von *Rhabdochromatium fusiforme*.

Thiocapsa.

Fig. 15. *Thiocapsa roseo-persicina*. Entwicklungszustände einer Zoogloea: a — am 24. December, b — am 27. December, c — am 3. Januar, d — am 5. Januar.

Thioplycoccus.

Fig. 16. *Thioplycoccus ruber*. Einige Häufchen am 12. Januar fixirt.

Fig. 17. Vgr. $^{100}/_1$. Massiver dichter Zellkörper, welcher sich aus den Häufchen der Fig. 16 bis zum 19. Februar herausgebildet hat.

Fig. 18. a bis c — Gruppe von Zellen von *Thioplycoccus ruber* am 1., 2. und 5. December.

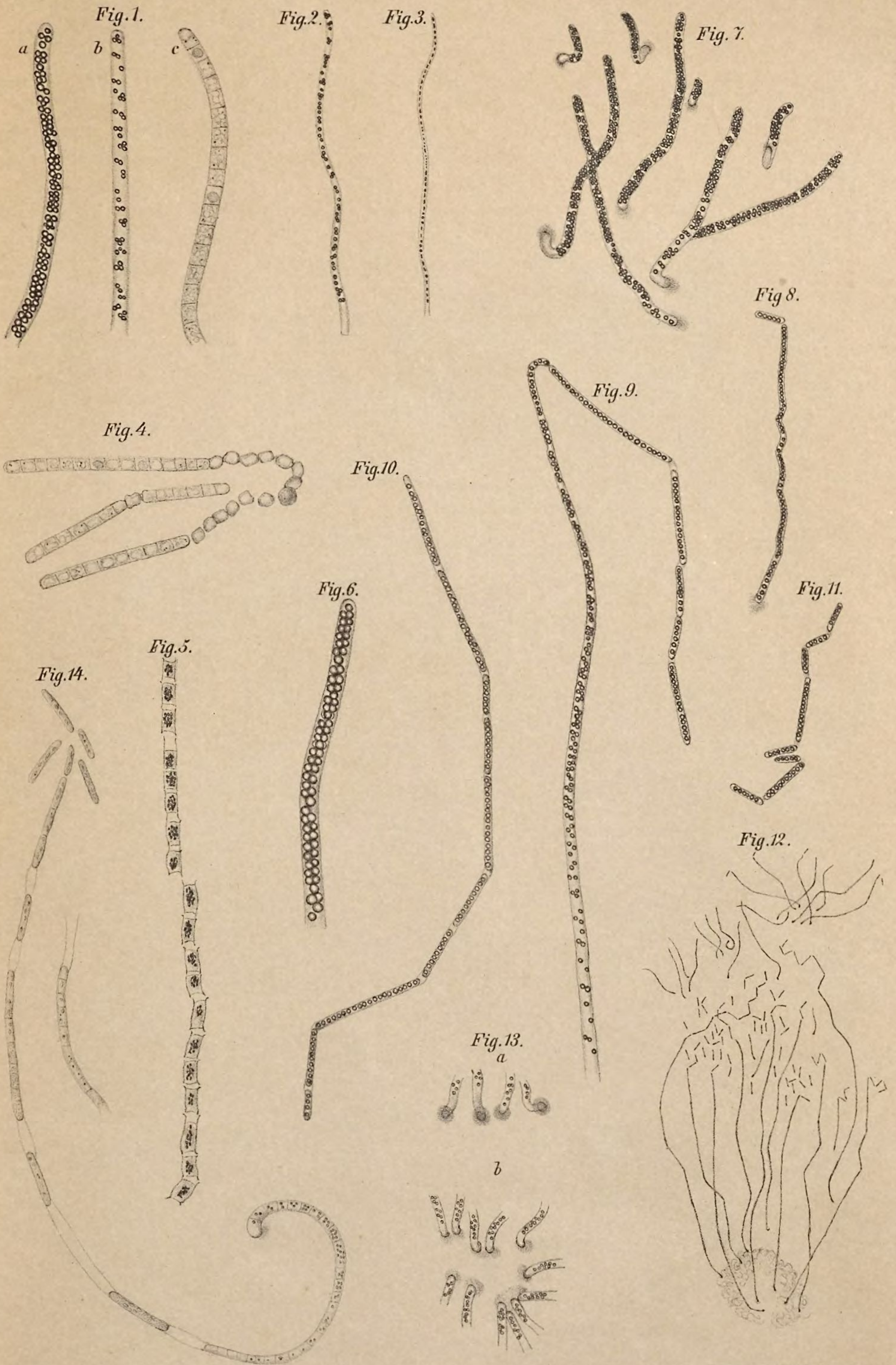


Fig. 1.



Fig. 6. b



c.



Fig. 3.



Fig. 7.



Fig. 2.



Fig. 4.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 5.



a



Fig. 11.



Fig. 8.

a



Fig. 15.



b



Fig. 1.



Fig. 5.



Fig. 2.

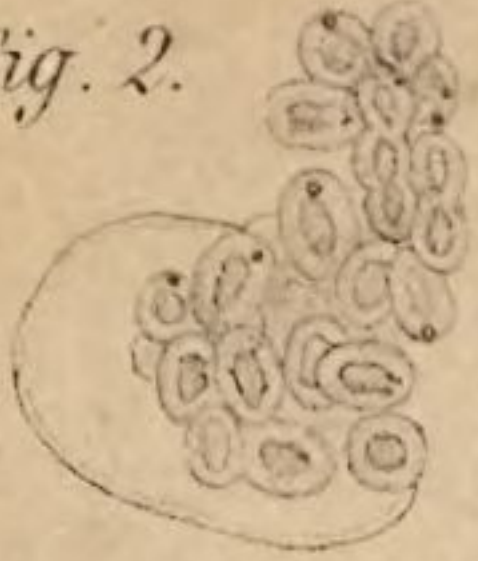


Fig. 7.



Fig. 3.

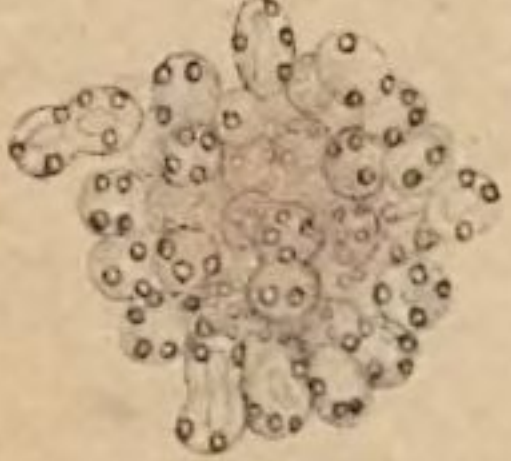


Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 6.

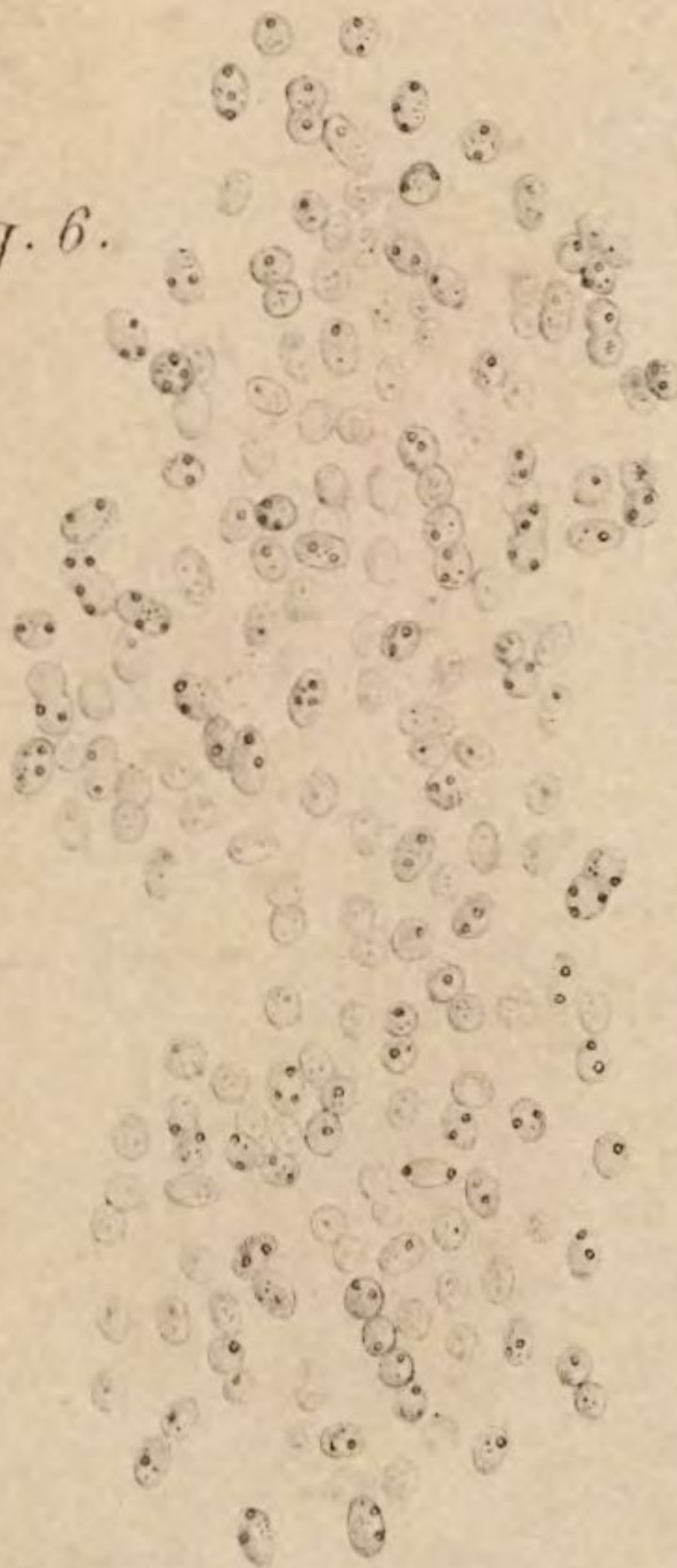


Fig. 4.

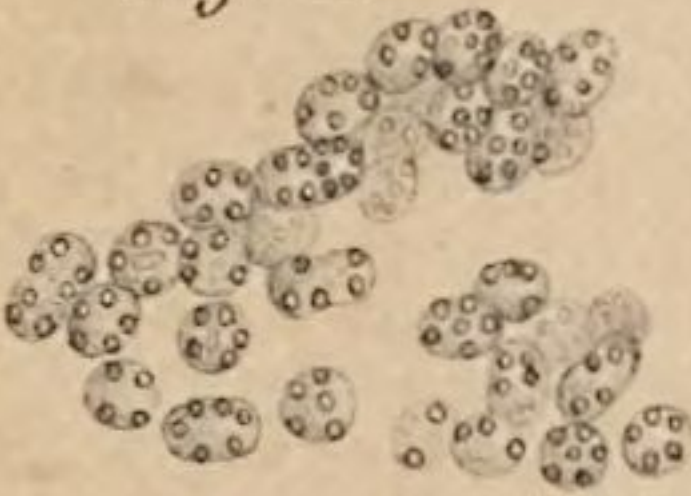


Fig. 11.



Fig. 8.



Fig. 14.

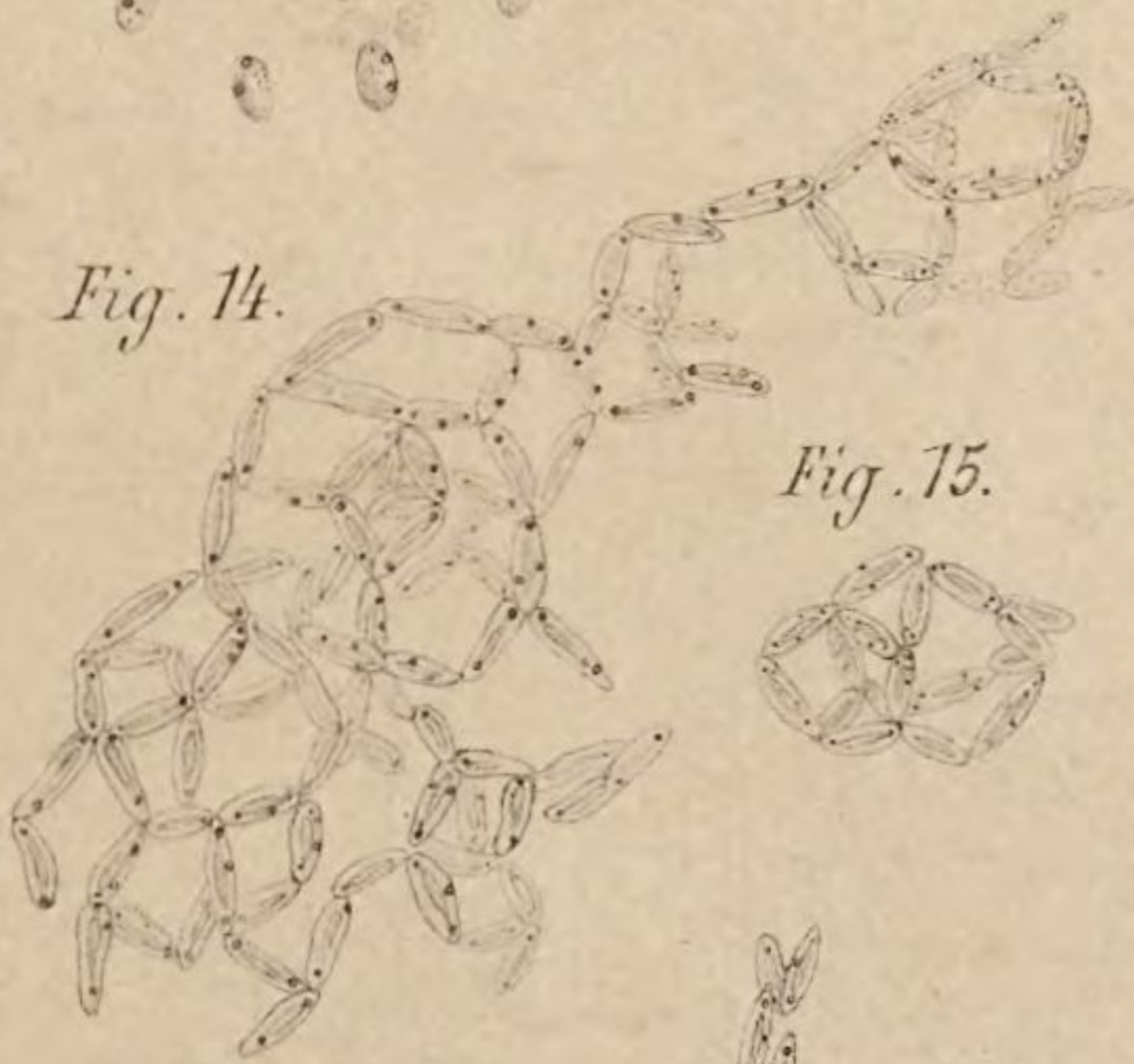


Fig. 12.

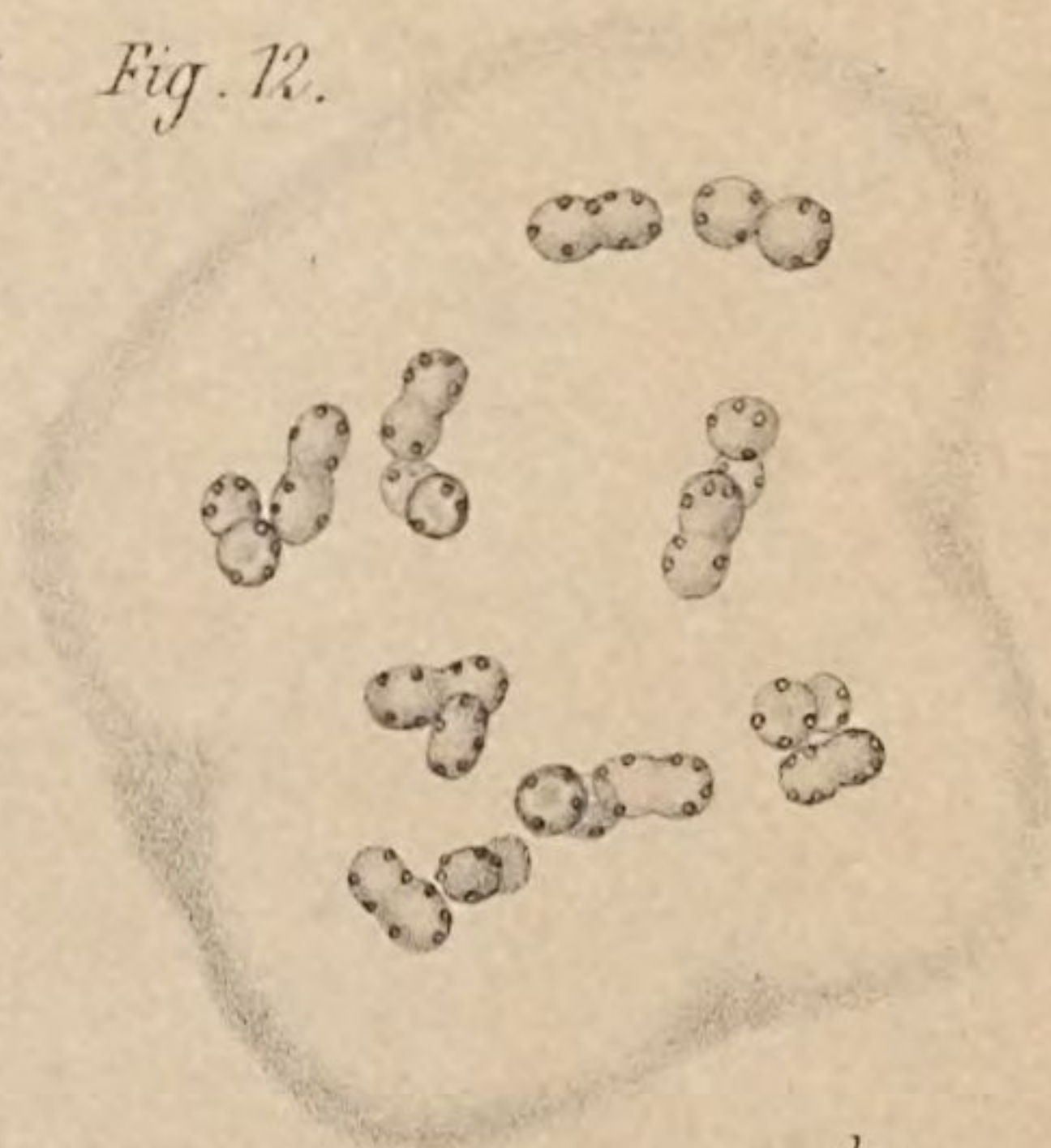


Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 13.

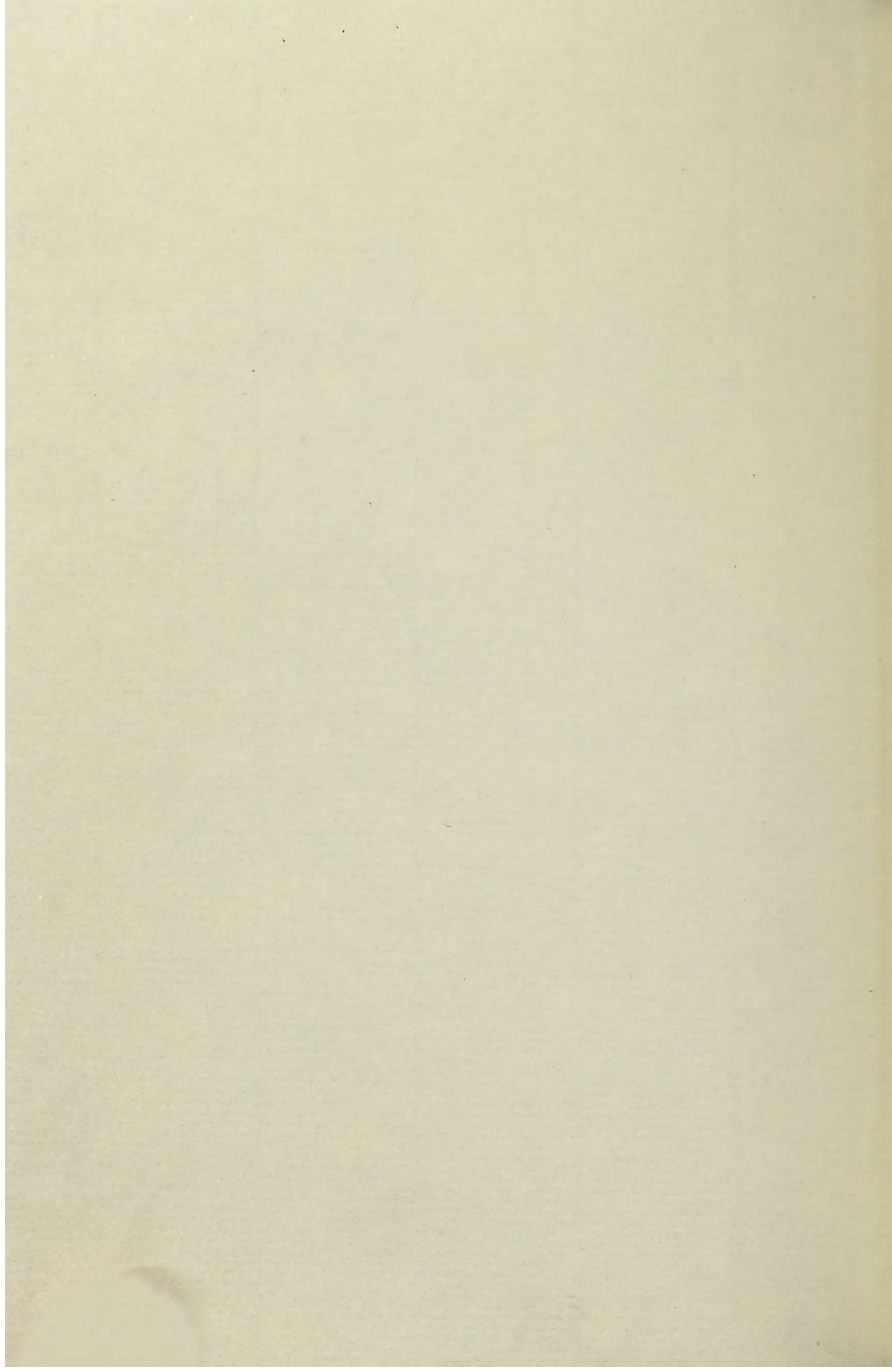


Fig. 18.





Druck von Förster & Borries in Zwickau.



Winogradsky, S.

Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bacterien

Bd.: 1

Leipzig 1888

H.nat. 494 h-1

urn:nbn:de:bvb:12-bsb11621270-4